

S - ES - S

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart

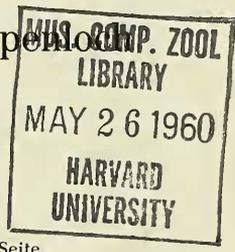
1. September 1959

Nr. 27

Mittelpleistozäne Caniden aus dem Heppenloch bei Gutenberg (Württemberg)

Von Karl Dietrich Adam, Stuttgart

Mit 6 Tafeln, 10 Abbildungen und 4 Tabellen



Inhalt

	Seite
1. Einleitung (Abb. 1—2)	1
2. Alpenwolf (Abb. 3—4, Taf. 1—6)	3
Anhang (Tab. 1—2)	14
3. Steppenwolf und Rotfuchs (Abb. 5—10)	15
Anhang (Tab. 3—4)	24
4. Zusammenfassung	25
5. Summary	26
6. Schrifttum	27

Anmerkung: Das Heppenloch am Eingang der Gutenberger Höhle liegt in einer Höhe von ungefähr 700 m NN über dem Tieftal bei Gutenberg im Kreis Nürtingen. Gutenberg: Länge 9°31' O / Breite 48°32' N. Heppenloch: Rechts 35.38640 / Hoch 53.78450. Topographische Karte 1 : 25 000 / 7423 Wiesensteig.

Einleitung

Das Heppenloch oberhalb Gutenberg, 1889/90 vom Schwäbischen Höhlenverein ergraben und zur Gutenberger Höhle erweitert, hat in seiner Knochen-Breccie zahlreiche Reste einer mittelpleistozänen Säugetier-Fauna bewahrt, die oft genannt, doch nie verlässlich bearbeitet worden ist. Nur kleinere Gruppen oder einzelne Formen fanden mehr oder minder eingehende Würdigung, und auch hier wird allein die Beschreibung einiger weniger Funde vorgelegt, unter denen die des Alpenwolfes Anlaß gaben, eine Revision der Caniden zu versuchen.

Bei diesem Vorhaben durfte ich mich der Mitarbeit vieler erfreuen, und ihnen allen sei von Herzen gedankt. Die Württembergische Landesbibliothek vermittelte den Zugang zum Schrifttum, Herr R. BOTHNER von der Landesbildstelle Württemberg und Herr G. LUTZ vom Geologischen Landesamt Württemberg haben Tafeln und Abbildungen geschaffen, Herr E. SCHMID war um die Präparation und eine peinlich genaue Restauration der Funde bemüht.

Kollegialen Dank schulde ich Herrn Dr. K. STAESCHE und Herrn Dr. A. KLEIN-SCHMIDT, die in nächster räumlicher und fachlicher Nachbarschaft am Werden der Arbeit fördernd Anteil nahmen, Herrn Professor Dr. H. HÖLDER und Herrn Dr. F. WESTPHAL, die bei der Suche nach den im Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Tübingen verwahrten Heppenloch-Funden behilflich waren, ferner Herrn Professor Dr. E. THENIUS in Wien, Herrn Dr. A. SUTCLIFFE in London und Fräulein Dr. med. dent. R. ADAM in Stuttgart.

Conditio sine qua non für die vorgelegte Untersuchung aber war die langfristige Ausleihe mehrerer Alpenwolf-Reste aus dem Heppenloch durch Herrn Forstmeister H. GUSSMANN in Lorch. Der besondere Dank an ihn sei mit dem Erinnern an seine

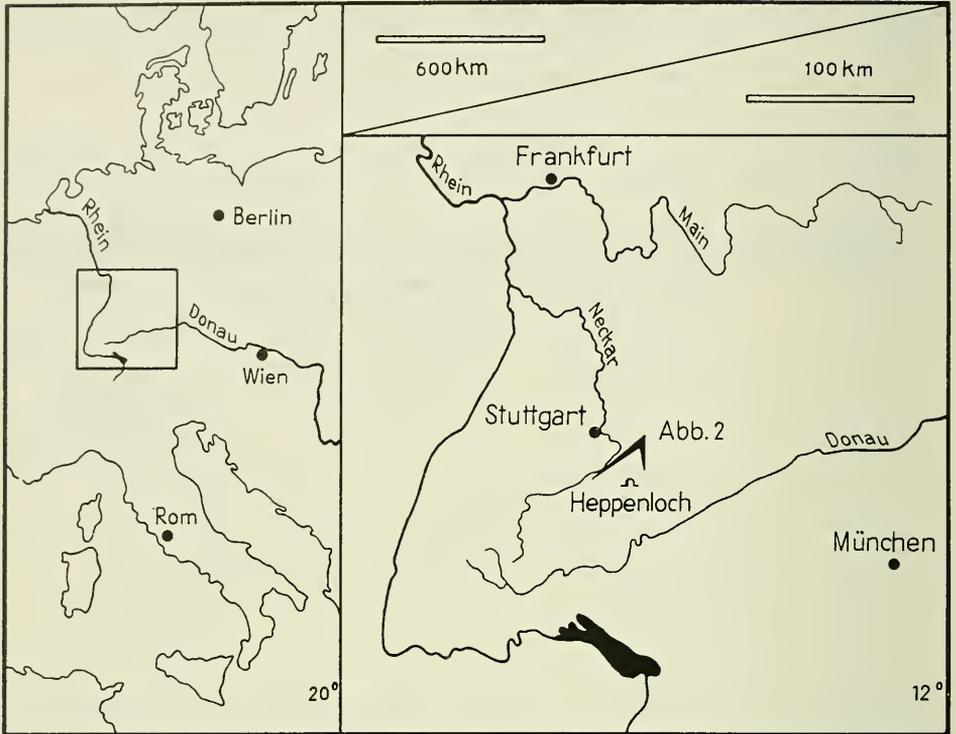


Abb. 1. Lageskizze des Heppenlochs am Eingang der Gutenberger Höhle. Beschreibung der Höhle durch K. ENDRISS (1892, S. 49—83; 1892, S. 187—197; 1893, S. 1—42). Über der für das Heppenloch eingetragenen Höhlensignatur sind Blickpunkt und Blickwinkel für das Blockbild der mittleren Schwäbischen Alb angedeutet.

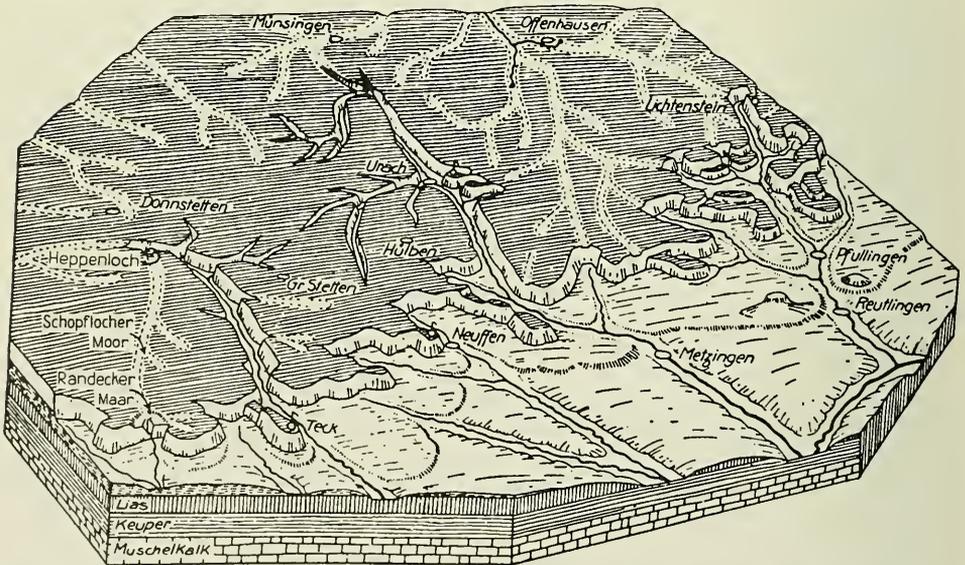


Abb. 2. Blockbild der mittleren Schwäbischen Alb und ihres Vorlandes. Entwurf der Zeichnung nach H. SCHWENKEL (1933, S. 27 Abb. 15; 1950, S. 50 Abb. 33). Das Heppenloch liegt am Abfall des vom Randecker Maar über das Schopflocher Moor ziehenden flachen Trockentals zur tief eingeschnittenen Lauter.

Verdienste um das Staatliche Museum für Naturkunde in Stuttgart verbunden, die bis in die Zeit des Königlichen Naturalien-Kabinetts zurückreichen, dem er vor nunmehr sechzig Jahren einen selbst gefundenen, kostbaren Beleg des Heppenloch-Affen überreicht hat.

Alpenwolf

Cuon HODGSON 1838

Cuon alpinus (PALLAS 1811)

Cuon alpinus fossilis NEHRING 1890

- 1890 *Cuon alpinus fossilis* NEHRING 1890
A. NEHRING 1890, S. 19—21, S. 21 Tab.
hier: *Cuon alpinus fossilis*
- 1890 *Cuon alpinus fossilis* NEHRING 1890
A. NEHRING 1890, S. 35, 36—46, S. 43 Tab. 1, Taf. 2 Fig. 1—3
hier: *Cuon alpinus fossilis*
- 1891 *Cuon alpinus fossilis* NEHRING 1890
A. HEDINGER 1891, S. 22
hier: *Cuon alpinus fossilis*
- 1891 *Cuon alpinus fossilis* NEHRING 1890
A. HEDINGER 1891, S. 11
hier: *Cuon alpinus fossilis*
- 1891 *Cuon alpinus fossilis* NEHRING 1890
A. NEHRING 1891, S. 108—109, 115—116, 147
hier: *Cuon alpinus fossilis*
- 1891 *Cuon alpinus fossilis* NEHRING 1890
A. NEHRING 1891, S. 76—77
hier: *Cuon alpinus fossilis*
- 1893 *Cuon alpinus fossilis* NEHRING 1890
K. A. ZITTEL 1891—1893, S. 629
hier: *Cuon alpinus fossilis*
- 1908 *Cuon alpinus fossilis* NEHRING 1890
E. SCHÜTZE in T. ENGEL 1908, S. 594—595
hier: *Cuon alpinus fossilis*
- 1908 *Cuon alpinus* (PALLAS 1811)
W. FREUDENBERG 1908, S. 215
hier: *Cuon alpinus*
- 1912 *Cuon alpinus* (PALLAS 1811)
E. KÖKEN in R. R. SCHMIDT 1912, S. 179—180
hier: *Cuon alpinus*
- 1919 *Cuon alpinus fossilis* NEHRING 1890
M. BOULE 1919, S. 242—243, S. 243 Abb. 36
hier: *Cuon alpinus fossilis*
- 1926 *Cuon alpinus fossilis* NEHRING 1890
O. THIES (†) 1926, S. 577, 589—590
hier: *Cuon alpinus fossilis*
- 1927 *Cuon alpinus europaeus* BOURGUIGNAT 1868
M. BOULE in M. BOULE & L. DE VILLENEUVE 1927, S. 62, 65, S. 65 Abb. 11
hier: *Cuon alpinus* var. *europaea*
- 1932 *Cuon alpinus fossilis* NEHRING 1890
W. FREUDENBERG 1932, S. 126—127
hier: *Cuon alpinus fossilis*
- 1932 *Cuon alpinus europaeus* BOURGUIGNAT 1868
H. G. STEHLIN in A. DUBOIS (†) & H. G. STEHLIN 1932, S. 68, 70
hier: *Cuon alpinus* var. *europaeus*
- 1938 *Cuon alpinus europaeus* BOURGUIGNAT 1868
B. WOLF 1938, S. II 61, III 79—III 80
hier: *Cuon alpinus* var. *europaea*
- 1940 *Cuon* sp. inc. MOTTI 1940
M. MOTTI 1940, S. 332
hier: *Cuon*
- 1951 *Cuon* sp. inc. MOTTI 1940
M. MOTTI 1951, S. 62, S. 63 Tab.
hier: *Cuon*

- 1954 *Cuon alpinus europaeus* BOURGUIGNAT 1868
E. THENIUS 1954, S. 256, 272—273, S. 276 Tab.
hier: *Cuon alpinus europaeus*
- 1954 *Cuon alpinus europaeus* BOURGUIGNAT 1868
E. THENIUS 1954, S. 382
hier: *Cuon alpinus europaeus*
- 1957 *Cuon* sp. inc. TOBIEN 1957
H. TOBIEN 1957, S. 435—436
hier: *Cuon*

Anfang 1890 konnte A. NEHRING (1890, S. 19—21, S. 21 Tab.) aus dem kurz zuvor ausgegrabenen Heppenloch und damit zugleich erstmalig aus dem Pleistozän Deutschlands Reste vom Alpenwolf signalisieren. Außer einigen nicht näher gekennzeichneten Stücken waren es Belege zweier Individuen, welche in einer noch im selben Jahr erschienenen Studie A. NEHRINGS (1890, S. 35, 36—46, S. 43 Tab. 1, Taf. 2 Fig. 1—3) beschrieben wurden:

1. Unterkieferfragment mit M 1 . . . M 2 mand. sin.
2. Unterkieferfragment mit M 1 . . . M 2 mand. sin.

Der zweite Fund ist in der Geologisch-Paläontologischen Abteilung des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart niedergelegt und unter nachstehender Nummer im Fundtagebuch verzeichnet:

- 7681 Alpenwolf Beleg zu A. NEHRING (1890, Taf. 2 Fig. 1—3)
(7681 von A. HEDINGER 1891 eingeliefert)

Der erste Fund ist mit weiteren Heppenloch-Materialien in die Sammlung des Geologisch-Paläontologischen Instituts der Universität Tübingen gelangt (E. KOKEN in R. R. SCHMIDT 1912, S. 179 Anm. 2); Nachforschungen nach diesem wertvollen Beleg verliefen ohne Erfolg.

Der Nachweis des Alpenwolfes in der Heppenloch-Fauna war derart überraschend, daß mancherlei Zweifel an der Bestimmung A. NEHRINGS laut wurden und seine „Beschreibung der *Cuon*-Reste . . . aus dem Heppenloch bei Gutenberg an der Alb (Württemberg) von manchen Palaeontologen mit einem gewissen Unglauben aufgenommen“ (1891, S. 108) worden ist. A. NEHRING sah sich deshalb veranlaßt, den Zweiflern ihre Unkenntnis vorhaltend, seine Determination mit den Worten zu bekräftigen: „Nun, um die Reste der Gattung *Cuon* von denen anderer Caniden sicher unterscheiden zu können, muß man allerdings ein wenig genau zusehen und überhaupt ein für die Auffassung der betr. Unterschiede geübtes Auge haben; auch muß man sich die Mühe geben, die angeführten Unterschiede genau zu studieren. Für den Kenner kann es gar keinem Zweifel unterliegen, daß die aus dem Heppenloch von mir beschriebenen *Cuon*-Reste wirklich zu der Gattung *Cuon* gehören“ (1891, S. 108—109).

Dennoch erkannte O. THIES (1926, S. 589—590) in seiner Revision der Heppenloch-Fauna allein die Bestimmung des Stuttgarter Belegs an; über den anderen schreibt er leichthin: „Ein in der Tübinger Sammlung liegender Mandibelrest ($m_1 + m_2$) gehört sicher nicht zu dieser Art, obwohl eine von NEHRING's Hand geschriebene Etikette dabei lag. Der schneidende Habitus des Sektorius ist an diesem Stück nur dadurch vorgetäuscht, daß er gesprungen ist und später zusammengedrängt wurde.“ (1926, S. 589.) Und ferner wird über diesen Fund berichtet: „Ein in der Tübinger Sammlung als *Cuon alpinus fossilis* liegender Gebißrest stimmt im Bau und in der Größe ganz gut mit der als *Canis neschersensis* d. Cr. bezeichneten Form überein.“ (1926, S. 590.) Wie weit diese angebliche Übereinstimmung geht, zeigen die von O. THIES (1926, S. 591 Tab.) angeführten Längen und Breiten der mandibularen Molaren jenes sogenannten *Canis neschersensis* aus dem Heppenloch, erweisen sie sich doch als nicht eingestandene Wiederholung der von A. NEHRING (1890, S. 21 Tab.; 1890, S. 43 Tab. 1) mitgeteilten Maße beider Belege von *Cuon alpinus fossilis* mit jeweils kennzeichnender Reduktion

des vorletzten Backenzahnes. Demnach ist nicht daran zu zweifeln, daß O. THIES (1926, S. 590, S. 591 Tab.) unter *Canis neschersensis* Funde von *Cuon* und *Canis* vereint hat, da er offensichtlich diese Gattungen nicht zu unterscheiden vermochte.

Es besteht somit keine Veranlassung, die von A. NEHRING gegebene Bestimmung des vermutlich einzigen, derzeit verschollenen Belegs vom Alpenwolf in der Tübinger Heppenloch-Aufsammlung anzuzweifeln; dies um so weniger, als seine sehr bestimmte Aussage über die beiden Unterkieferfragmente durch die zurückhaltende Beurteilung einiger weiterer Stücke bekräftigt wird. A. NEHRING stellt diese nur unter Vorbehalt zu *Cuon* als Reste, „welche nach Form und äußerer Erscheinung wahrscheinlich auch hierher gehören, deren Bestimmung aber weniger sicher ist“ (1890, S. 36). Es handelt sich um die nachgenannten, in der Stuttgarter Sammlung verwahrten Funde:

3. Unterkieferfragment mit C mand. sin.

4. Unterkieferfragment mit M 2 mand. dex.

Für beide läßt sich die Zugehörigkeit zum Alpenwolf nunmehr erweisen: für ersteren nach Freilegen der Symphysenfläche von dem angesinterten Sediment, für letzteren nach Anfügen an ein neuerdings ermitteltes größeres Mandibelteil. Dieses Ergebnis zeugt gleichermaßen für die Sicherheit im Urteil wie für die Umsicht in der Wertung A. NEHRINGS.

Jener das alte Material ergänzende Fund wurde zusammen mit wenigen weiteren Gebißresten bereits von W. FREUDENBERG kurz erwähnt: „Bei einem früheren Besuch bei dem inzwischen verstorbenen Pfarrer GUSSMANN in Gutenberg wurden mir weitere *Cuon*-Reste in seiner Privatsammlung gezeigt, die noch der Bearbeitung harren. So eine Unterkiefer-Hälfte, ein erster und ein zweiter oberer Mahlzahn, ein oberer und ein unterer isolierter Eckzahn, alle unzweifelhaft *Cuon*.“ (1932, S. 127.) Von diesen — die Oberkieferbezahlung ist falsch angesprochen — liegen zur Bearbeitung vor:

5. Unterkieferfragment mit P 2 ... M 1 mand. dex.

6. Oberkieferfragment mit P 4 ... M 1 max. dex.

Über den Verbleib der erwähnten Eckzähne konnte nichts in Erfahrung gebracht werden, doch fand sich in der Sammlung von Forstmeister H. GUSSMANN in Lorch jüngst noch ein zweiter Maxillenrest:

7. Oberkieferfragment mit P 4 ... M 1 max. sin.

Das solchermaßen erweiterte Fundgut ermöglicht, den mittelpleistozänen Alpenwolf vom Heppenloch zu dem bislang nur aus Niederösterreich und Südwestdeutschland bekanntgewordenen *Cuon priscus* des Altpleistozäns, zu den sich stetig mehrenden Funden des *Cuon alpinus europaeus* aus jungpleistozänen Ablagerungen Europas und auch zu *Cuon alpinus* der Gegenwart — der stark gegliederte Formenkreis ist auf Asien beschränkt (J. R. ELLERMAN & T. C. S. MORRISON-SCOTT 1951, S. 233) — in Vergleich zu setzen. Es ist dies ein Unterfangen, das um so dringlicher erscheint, als einerseits E. THENIUS (1954, S. 272—273, S. 276 Tab.; 1954, S. 382) neuerlich mit gutem Recht glaubte, den Alpenwolf aus dem Heppenloch als *Cuon alpinus europaeus* ansprechen zu dürfen, während andererseits M. MOTTL (1951, S. 62, S. 63 Tab.) nicht minder berechtigt auf mancherlei Differenzen zwischen jenen zeitverschiedenen Formen hinzuweisen vermochte. Der Widerspruch dieser Urteile resultiert aus dem für eine Wertung zu geringen beschriebenen Material und aus dessen unzureichender bildlicher Wiedergabe; Abbildung und Beschreibung der Heppenloch-Belege werden somit zur Notwendigkeit.

Für den M 2 mand. des Alpenwolfes vom Heppenloch hat A. NEHRING die *Cuon* kennzeichnende Reduktion herausgestellt, wenn er ihn als „relativ klein und rundlich gebaut, mit nur einem deutlichen Höcker auf der Kaufläche“ (1890, S. 39), beschreibt. Damit ist zugleich die Ähnlichkeit zu *Cuon alpinus alpinus* betont; Unterschiede werden nicht angeführt. Gerade diese aber sind es, welche die Entwicklungshöhe abschätzen lassen, nachdem eine potentielle Ahnform altpleistozänen Alters in *Cuon priscus* be-

kanntgeworden ist. Dessen M2 mand. erscheint nach E. THENIUS „im Umriß nahezu rechteckig ... und gliedert sich in das zweihöckerige Trigonid und das etwas kürzere Talonid.“ (1954, S. 259.) Letzteres ist bei den Stuttgarter Heppenloch-Belegen erheblich verkürzt und schwächer; es trägt einen endständigen niederen Höcker, verschmälert sich nach hinten und verleiht so der Zahnkrone einen abgerundet dreieckigen Umriß.

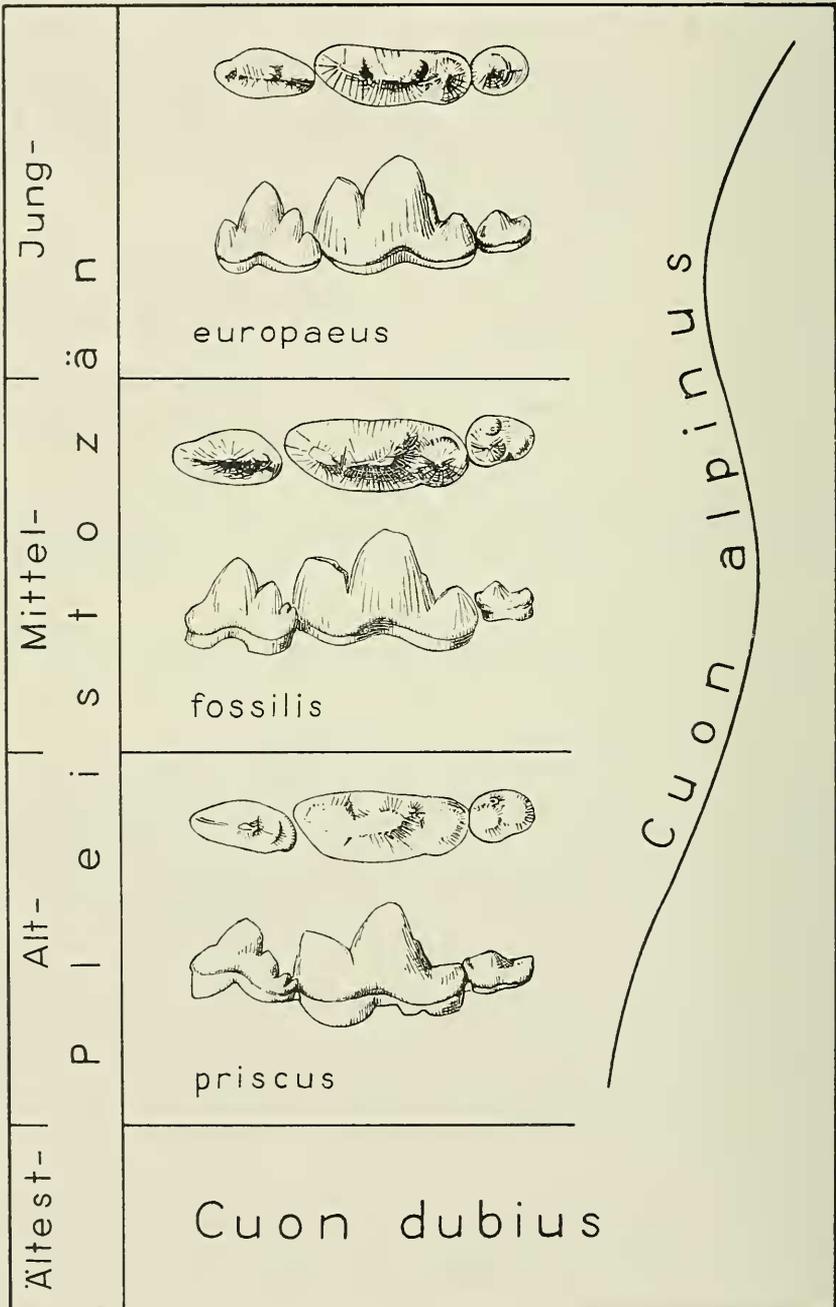


Abb. 3. Zeitliches Auftreten von *Cuon alpinus* im Pleistozän Mitteleuropas.

Der M 2 mand. des Alpenwolfes aus dem Heppenloch erhält dadurch ein fortschrittliches Gepräge, ohne jedoch in der Talonid-Rückbildung das Ausmaß der jungpleistozänen und rezenten *Cuon*-Formen zu erreichen. Das Trigonid dagegen hat den ursprünglichen Zustand derart bewahrt, daß es nicht treffender beschrieben werden könnte als durch Wiederholung der Worte von E. THENIUS über *Cuon priscus*: „Der äußere Trigonidhöcker übertrifft den inneren bedeutend an Größe, doch ist das Metacoid deutlich und isoliert ausgeprägt.“ (1954, S. 259.) Erst bei dem jungpleistozänen *Cuon alpinus europaeus* verschwindet der Innenhöcker als selbständiges Zahnelement des Trigonid, das nun ganz von dem ins Zentrum verlagerten Außenhöcker, dem Protoconid, beherrscht wird. Dadurch wandelt sich der bei den Heppenloch-Funden abgerundet dreieckige Kronenumriß in einen ovalen, der bei extremer Reduktion des Talonid nahezu rund werden kann. Beispielhaft für diese in *Cuon alpinus europaeus* vorliegende Entwicklungsstufe sei auf die von M. BOULE (1919, S. 242 Abb. 34; in M. BOULE & L. DE VILLENEUVE 1927, S. 61 Abb. 10, Taf. 10 Fig. 4—4 a) abgebildeten Mandibeln von Vence und Monaco verwiesen, deren M 2 mand. nicht weniger progressiv erscheint als der eines ostsibirischen *Cuon alpinus alpinus* der Stuttgarter Sammlung und jener eines von E. THENIUS (1954, S. 276 Abb. 33 e) dargestellten *Cuon alpinus javanicus*.

Diesem gerichteten Umbau des M 2 mand. im Bereich der Krone entspricht eine zunehmende Vereinfachung der Wurzel. Sie teilt sich nach E. THENIUS bei *Cuon priscus* noch in „zwei Wurzeläste, von denen der rückwärtige kräftiger ist.“ (1954, S. 259.) Für *Cuon alpinus europaeus* dagegen vermeldet A. NEHRING auf Grund der Alveolen in den Mandibeln aus der Čertova díra und Šipka, daß deren — nicht überlieferter — M 2 mand. „nur einwurzelig (wenn auch mit Trennungsfurche an der Außenseite des Wurzeltheils versehen) gewesen ist, gerade wie bei den heutigen Vertretern der Gattung *Cuon*.“ (1891, S. 109.) Gleiches gilt nach W. TEPPNER (1914, S. 12) für den Fund aus der Ofenberger Höhle, und über den aus der Grotte de Cotencher berichtet H. G. STEHLIN: «Le petit alvéole de la tuberculeuse indique une dent réduite à deux racines soudées, mais pas complètement réunies en une seule.» (in A. DUBOIS [†] & H. G. STEHLIN 1932, S. 67.) Derart wird die Tendenz zur Einwurzeligkeit offensichtlich, wenn auch das Entwicklungsziel im Jungpleistozän noch nicht durchweg verwirklicht ist, wie M. BOULES Feststellungen an den Mandibeln aus der Grotte de l'Observatoire aufzeigen: «La plupart de ces alvéoles sont simples; d'autres, plus grands, sont cloisonnés pour loger une dent à deux racines.» (in M. BOULE & L. DE VILLENEUVE 1927, S. 58.) Nach diesem Befund ist es keineswegs überraschend, aber dennoch nicht belanglos, daß die Stuttgarter Belege vom Heppenloch einen zweiwurzeligen M 2 mand. besitzen. Hinlänglich läßt das Röntgenbild ein Divergieren der Wurzeln erkennen, deren Wurzelkanäle in je eine proximale und distale Erweiterung der Zahnhöhle einmünden. Die Wurzel Ausbildung des M 2 mand. beim Heppenloch-*Cuon* ist somit, verglichen mit jener der zeitlich jüngeren Alpenwölfe, primitiv, was besonders deutlich wird durch die Gegenüberstellung zu dem in der Stuttgarter Sammlung verwahrten *Cuon alpinus alpinus*. Bei diesem haben sich die beiden Wurzelzapfen — der schwächere proximale

[Zu Abb. 3]

Cuon alpinus priscus THENIUS 1954

Hundsheim bei Deutsch-Altenburg / Niederösterreich

Nach E. THENIUS (1954, S. 257 Abb. 19)

Cuon alpinus fossilis NEHRING 1890

Heppenloch bei Gutenberg / Württemberg

Nach Beleg 4 und 5

Cuon alpinus europaeus BOURGUIGNAT 1868

Caverne Mars près de Vence / Alpes-Maritimes

Nach J. B. BOURGUIGNAT (1875, Taf. 16 Fig. 3—4)

Dargestellt sind jeweils der letzte Prämolare und die beiden Molaren des Unterkiefergebisses von außen und oben in natürlicher Größe; der Fund aus dem Heppenloch ist spiegelbildlich umgezeichnet.

mit dem kräftigeren distalen — vereint, und nur eine flache Einziehung auf der labialen Seite kündigt noch von der Verwachsung zu einer sich nach unten verschmälernden Pfahlwurzel mit zentralem Wurzelkanal, der zu einer geräumigen Zahnhöhle führt.

Am M 1 mand. des Alpenwolfes aus dem Heppenloch hat nach A. NEHRING „der Talon nur eine kegelförmige Spitze aufzuweisen; die beiden vorderen Hauptspitzen des Zahnes sind relativ stark entwickelt; die an die Innenseite der großen (mittleren) Hauptspitze angelehnte kleine Schmelzspitze ist nur schwach ausgebildet“ (1890, S. 39), schwach im Vergleich zu *Canis lupus*. Dem wäre anzufügen, daß sich am linguale Rand des Talonid ein cingulumartiges Entoconid erhebt, das wohl schwächer zu sein scheint als bei dem von E. THENIUS (1954, S. 257 Abb. 19, S. 276 Abb. 33 c) und H. TOBIEN (1957, Taf. 42 Fig. 2—3) dargestellten *Cuon priscus*, aber doch schärfer gegen das sehr kräftige, labial gelagerte Hypoconid abgesetzt ist als bei einem von H. G. STEHLIN signalisierten *Cuon alpinus europaeus* aus der Grotte de Cotencher mit nahezu zentralem Talonid-Höcker «flanquée par un bourrelet interne légèrement marqué et une ébauche de bourrelet externe à peine perceptible.» (in A. DUBOIS [†] & H. G. STEHLIN 1932, S. 67.) Das Entoconid unterliegt also der allmählichen Reduktion, ein Vorgang, der schon bei *Cuon alpinus europaeus* zum Verlust dieses Zahnelements führen kann, der aber selbst in der Gegenwart noch nicht völlig abgeschlossen ist. Entsprechende, nur graduelle Unterschiede läßt das der Innenseite des Protoconid hinten angelagerte Metaconid erkennen. Wohl entwickelt ist es nach E. THENIUS (1954, S. 258) und H. TOBIEN (1957, S. 435) bei *Cuon priscus*, und gleiches gilt für die Stuttgarter Heppenloch-Belege; bei dem verschollenen Tübinger Fund soll das Metaconid jedoch schwächer gewesen sein (A. NEHRING 1890, S. 39). Eine solch fortgeschrittene Reduktion kennzeichnet auch den von J. B. BOURGUIGNAT (1875, Taf. 16 Fig. 4, Taf. 17 Fig. 4) trefflich abgebildeten Typus von *Cuon alpinus europaeus* und gleichermaßen die Mandibeln aus der Čertova díra, der Šipka und der Ofenberger Höhle (A. NEHRING 1891, S. 109; W. TEPNER 1914, S. 12; M. MOTTL 1951, S. 62). Bei dem von M. MOTTL beschriebenen Fund aus der Repolust-Höhle dagegen „ist ein Metaconid kaum angedeutet, eher durch einen Schmelzstreifen markiert, der von der Protoconidspitze teils zur Metaconidstelle, teils zum Hypoconid zieht.“ (1951, S. 62.) Und H. G. STEHLIN berichtet über den Rest aus der Grotte de Cotencher: «La pointe interne du trigonide . . . est complètement effacée.» (in A. DUBOIS [†] & H. G. STEHLIN 1932, S. 67.) Dieser erstmals bei *Cuon alpinus europaeus* auftretende vollständige Abbau des Metaconid greift bei den heutigen *Cuon*-Formen weiter um sich, ohne allerdings ursprünglichere Ausbildungsweisen — erwähnt sei nur die Metaconid-Gestaltung des rezenten Alpenwolfes der Stuttgarter Sammlung — völlig zu verdrängen.

Nach allem ergibt sich so für den M 1 mand. der Heppenloch-Funde eine gewisse morphologische Zwischenstellung, die ihrer zeitlichen Einordnung zwischen die altpleistozänen und jungquartären *Cuon*-Formen entspricht. Damit wird die bereits von M. MOTTL (1951, S. 62, S. 63 Tab.) betonte Primitivität des Alpenwolfes vom Heppenloch — verglichen mit *Cuon alpinus europaeus* — bestätigt, wenn auch die Begründungen teilweise zu berichtigen sind: Die angeblich geringe Kronenhöhe ist durch die an den Abbildungen nicht erkennbare, besonders am Paraconid kräftige Ankauung bedingt, ein Vergleich des Stuttgarter Belegs mit intakten Gebissen folglich nicht statthaft, und der erwähnte konvexe Innenrand der Kronenbasis beruht auf fehlerhafter bildlicher Wiedergabe, in Wirklichkeit ist er nahezu gerade und nicht von dem anderer Alpenwölfe unterschieden.

Vorstehende Ausführungen gründen auf der — abgesehen von einem alten das Protoconid des M 1 mand. querenden Sprung — gut erhaltenen Bezahnung des Belegs 2; sie gelten aber gleichermaßen für die Molaren der Belege 4 und 5, welche letztere sich aneinanderfügen lassen und in Abmessung, Formgebung und Abkauung derart jenen des Belegs 2 ähneln, daß sie vom gleichen Individuum stammen könnten. Während der M 2 mand. von Beleg 4 im Kronenteil nahezu unversehrt vorliegt, zeigt der

zu Beleg 5 gehörende M 1 mand. im Bereich des Protoconid erhebliche Zerstörungen. Auch die vorgelagerten Prämolaren und der nur fragmentär überlieferte Unterkieferkörper weisen mannigfache Beschädigungen auf: teils alte Zertrümmerung und Verdrückung, teils frische beim Ausgraben und Freilegen entstandene Absplitterung.

Dennoch erlaubt dieses Mandibelfragment aus dem Heppenloch den bedeutsamen Nachweis, daß der P 4 mand. kein Paraconid besitzt, sondern proximal mit einer kleinen Schmelzwarze beginnt, von der aus eine Sagittalkante unmittelbar zur abgesplitterten Spitze des Protoconid zieht. Er gleicht darin sowohl dem der rezenten Alpenwölfe als auch dem des altpleistozänen *Cuon priscus* (E. THENIUS 1954, S. 257 Abb. 19, S. 276 Abb. 33 c). Für den Typus von *Cuon alpinus europaeus* aus der Caverne Mars dagegen ist die Ausbildung eines kräftigen Paraconid kennzeichnend (J. B. BOURGUIGNAT 1875, Taf. 16 Fig. 3—4, Taf. 17 Fig. 4; M. BOULE 1919, S. 242 Abb. 34; M. BOULE in M. BOULE & L. DE VILLENEUVE 1927, S. 61 Abb. 10). Daß dieses die Erstbeschreibung von J. R. BOURGUIGNAT (1868, S. 8—9) begründende Merkmal erheblicher individueller Variation unterliegt, erweist das hervorragende Material aus der Grotte de l'Observatoire; es rechtfertigt jedoch nicht, der Paraconid-Gestaltung jeglichen phyletischen und taxonomischen Wert abzusprechen, wie dies M. BOULE (in M. BOULE & L. DE VILLENEUVE 1927, S. 57, 63—64) und mit ihm H. G. STEHLIN (in A. DUBOIS [†] & H. G. STEHLIN 1932, S. 68) tun möchten. Es ist eine Tatsache jenseits des Zufalls, daß sowohl die beiden mährischen Unterkiefer aus den Höhlen bei Stramberg als auch die Mandibel aus der Ofenberger Höhle und damit — sofern gesichert und beurteilbar — sämtliche jungpleistozäne Belege des P 4 mand. aus Mitteleuropa ein dem Typus entsprechendes kräftiges Paraconid tragen (A. NEHRING 1891, S. 109—110, Taf. 2 Fig. 2; W. TEPPNER 1914, S. 12, S. 13 Abb. 5). Auch die Gestaltung des distalen Kronenendes mag von Belang oder zumindest eines Hinweises wert sein, folgen doch beim Heppenloch-*Cuon* dem, gemessen am Protoconid, schwachen Metaconid noch zwei kleine, in der Mittellinie hintereinander gestellte Schmelzhöckerchen. Gleiches zeigt der von E. THENIUS (1954, S. 257 Abb. 19) dargestellte P 4 mand. von *Cuon priscus*; dagegen folgt bei den vorgenannten Funden von *Cuon alpinus europaeus* wie bei dem in der Stuttgarter Sammlung befindlichen und einem von A. NEHRING (1890, Taf. 2 Fig. 4) abgebildeten *Cuon alpinus alpinus* dem Metaconid nur ein einzelner Höcker nach.

Während der P 4 mand. des Heppenloch-Belegs gegen den M 1 mand. kulissenartig verstellt ist, reihen sich, durch Zwischenräume getrennt, die Prämolaren hintereinander. Deren Folge ist zwar nicht so stark aufgelockert wie bei der von E. THENIUS (1954, S. 257 Abb. 19) wiedergegebenen Hundsheimer Typus-Mandibel des *Cuon priscus*, sie ist aber längst nicht so gedrängt wie bei dem von H. TOBIEN (1957, Taf. 42 Fig. 3) dargestellten Mosbacher Unterkieferrest. Letzterer scheint jedoch zum Vergleich wenig geeignet, da er einem jüngeren Tier zugehört; denn nach H. TOBIEN sind die beiden überlieferten Molaren „völlig frisch und weisen noch keinerlei Usuren auf.“ (1957, S. 435.) Auch die vergleichsweise geringe Kieferhöhe und die am P 4 mand. eröffneten weiten Wurzelkanäle lassen annehmen, daß der Kieferknochen noch nicht ausgewachsen war (E. SEIFERLE & L. MEYER 1942, S. 222 Abb. 15, S. 223 Abb. 16). Die von H. TOBIEN (1957, S. 434, 437) hervorgehobene enge Prämolarenstellung dürfte somit als Wachstumsstadium eine Erklärung finden und das von E. THENIUS (1954, S. 258, 274—275) festgestellte offene Prämolarengebiß für *Cuon priscus* folglich kennzeichnend bleiben. Demgegenüber läßt sich bei vergleichbaren Mandibeln des *Cuon alpinus europaeus* — besonders ausgeprägt bei dem Fund aus der Ofenberger Höhle (W. TEPPNER 1914, S. 13 Abb. 5) — eine gewisse Tendenz zum Zusammenrücken der Prämolaren erkennen; zugleich zeichnen sich diese gegenüber dem M 1 mand. durch verhältnismäßig größere Längen aus als jene der *Cuon*-Formen des älteren Pleistozäns.

Die Prämolaren des Alpenwolfes vom Heppenloch sind also, gemessen am M 1 mand., relativ kurz. Wie schon für den P 4 mand. vermerkt, wird deren Mittellinie durch Schmelzkanten belebt; solche ziehen über den allein erhaltenen hinteren Abfall der Krone des P 3 mand. und über den vorderen wie hinteren Anstieg des nur aus dem Protoconid bestehenden P 2 mand., dessen schwach nach innen weisende Spitze abgesplittert ist. Der einwurzelige P 1 mand. war bereits vor der Einbettung ausgefallen, ebenso der durch ein etwa 3 mm langes Diastem abgesetzte Eckzahn, dessen

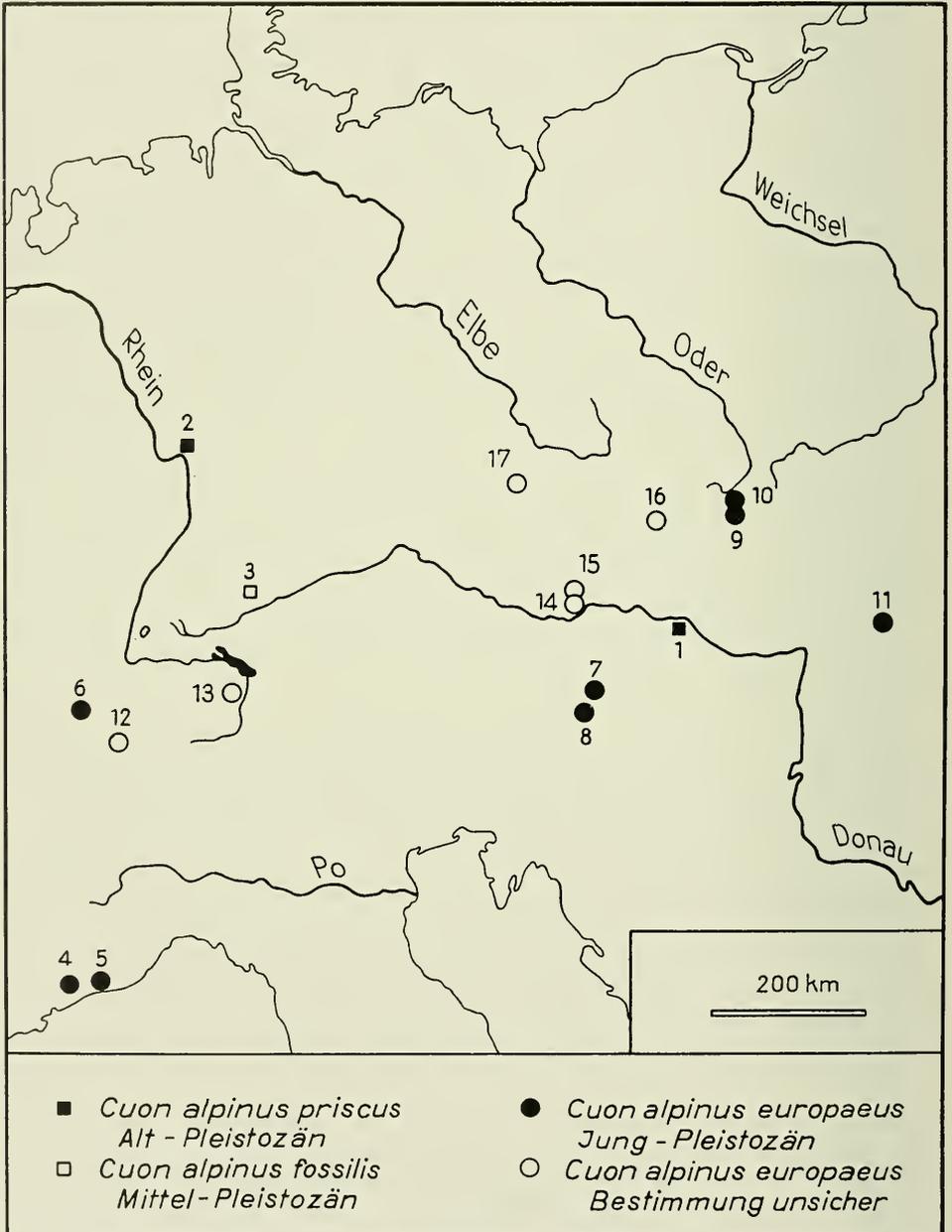


Abb. 4. Räumliches Auftreten von *Cuon alpinus* im Pleistozän Mitteleuropas.

Alveole von außen eröffnet ist. Unmittelbar hinter dieser, in ungefähr halber Kieferhöhe unter der Vorderwurzel des P 2 mand., liegt die Hauptöffnung des Unterkieferkanals, von der nur die obere Begrenzung unversehrt blieb; ein kleiner rückwärtiger Austritt wird unter der Hinterwurzel des P 3 mand. sichtbar. Weitgehend zerstört ist der Proximalteil zwischen der Eckzahnalveole und der Symphysennaht, so daß weder die Schneidezähne noch deren Zahnfächer überliefert sind.

Besser erhalten ist der Symphysenteil bei Beleg 3, einem unter dem P 2 mand. abgebrochenen Kieferfragment, das nur noch den Eckzahn trägt. Hinter diesem liegt, durch ein etwa 3 mm langes Diastem getrennt, das langovale Zahnfach des vor der Fossilisation ausgefallenen P 1 mand., auf welches die in der Alveole abgesplitterte Vorderwurzel des P 2 mand. folgt. Unter dieser erscheint in etwa halber Außenwandhöhe die große vordere Öffnung des Unterkieferkanals; ein weiterer kleiner Austritt ist an der Vorderseite unter den mehr oder minder zerstörten Zahnfächern der Schneidezähne — I 3 mand. ist durch einen Wurzelrest belegt — nahe der Symphysennaht zu

[Zu Abb. 4]

Cuon alpinus priscus THENIUS 1954

1. Hundsheim bei Deutsch-Altenburg / Niederösterreich
2. Mosbach bei Wiesbaden / Hessen

Cuon alpinus fossilis NEHRING 1890

3. Heppenloch bei Gutenberg / Württemberg

Cuon alpinus europaeus BOURGUIGNAT 1868

4. Caverne Mars près de Vence / Alpes-Maritimes
5. Grotte de l'Observatoire à Monaco / Monaco
6. Grotte de Cotencher près de Rochefort / Neuchâtel
7. Ofenberger Höhle bei St. Lorenzen / Steiermark
8. Repolust-Höhle bei Peggau / Steiermark
9. Čertova díra bei Stramberg / Mähren
10. Šipka bei Stramberg / Mähren
11. Subalyuk bei Cserépfalu / Borsod

Diesen gesicherten Vorkommen des Alpenwolfes sind weitere anzuschließen, denen Reste zugrunde liegen, deren Determination fraglich erscheint oder aber nach dem vorliegenden Schrifttum nicht beurteilt bzw. bestätigt werden kann.

12. Schnurenloch bei Oberwil / Bern
Nach O. TSCHUMI (1949, S. 453)
13. Wildkirchli bei Wasserauen / Appenzell
Nach E. BÄCHLER (1906, S. 380—381, 419—420; 1940, S. 211—212 Tab., S. 213 Tab., S. 214, Taf. 112 Fig. 7—15)
Vgl. H. G. STEHLIN (in A. DUBOIS [†] & H. G. STEHLIN 1932, S. 70 Anm. 1)
14. Willendorf bei Spitz / Niederösterreich
Nach J. N. WOLDŘICH (1893, S. 572, 576)
Vgl. H. G. STEHLIN (in A. DUBOIS [†] & H. G. STEHLIN 1932, S. 70 Anm. 1)
15. Gudenus-Höhle bei Els / Niederösterreich
Nach J. N. WOLDŘICH (1893, S. 589, 602)
Vgl. H. G. STEHLIN (in A. DUBOIS [†] & H. G. STEHLIN 1932, S. 70 Anm. 1)
16. Jáchymka bei Adamsthal / Mähren
Nach R. MUSIL (1956, S. 322, Taf. 3)
17. Srbsko bei Hořowitz / Böhmen
Nach J. KAFKA (1913, S. 82)

Die folgenden Lokalitäten sind nicht in die Karte eingetragen, da für das angebliche Auftreten vom Alpenwolf in der Fauna von Předmost kein Nachweis zu erbringen war und sein Fehlen in der Faunula der Bock-Höhle erwiesen ist.

18. Předmost bei Prerau / Mähren
Vgl. K. J. MAŠKA (1886, S. 95)
Vgl. H. OBERMAIER (1912, S. 299)
Vgl. H. G. STEHLIN (in A. DUBOIS [†] & H. G. STEHLIN 1932, S. 70 Anm. 1)
19. Bock-Höhle bei Tauplitz / Steiermark
Nach K. EHRENBERG (1955, S. 43 Tab. 2)
Vgl. M. MOTTL (in K. MURBAN & M. MOTTL 1953, S. 14—19)
Vgl. K. EHRENBERG (1954, S. 33—35)

erkennen. Letztere umgrenzt die narbige Symphysenfläche, welche mit der des ost-sibirischen Alpenwolfes der Stuttgarter Sammlung darin übereinstimmt, daß sie dorsal und ventral weiter distalwärts streicht als in mittlerer Höhe. Ihr oberer Rand — von vorn nach hinten konvex gewölbt — sinkt mäßig ab; er bestimmt zugleich die Ausbildung der hinter den Schneidezahnalveolen lagernden, seitlich durch die Eckzähne und vordersten Prämolaren begrenzten Dachfläche der Symphyse, die entlang der Naht etwas aufgewulstet ist. Entsprechendes zeigt der Beleg 5 und nach E. THENIUS (1954, S. 260) auch schon der altpleistozäne *Cuon priscus*.

Der nahezu vollständigen Dokumentation des Unterkiefergebisses stehen als Belege 6 und 7 lediglich zwei vereinzelte Oberkieferbruchstücke gegenüber. Diese ähneln sich in der Umgrenzung des Erhaltenen weitgehend. Beidseitig erweist sich zudem der proximale Abbruch vor dem P 4 max. ebenso wie der distale hinter dem M 1 max. als alt, und auch die kräftigen Jochbogenfortsätze enden mit von Sediment überdeckten Bruchrändern. Beleg 7 zeichnet sich durch etwas umfangreichere und bessere Knochen-erhaltung — hier ist noch der vom Jochbein gebildete untere Rand der Augenhöhle überliefert — aus; sein P 4 max. weist einen während der Fossilisation entstandenen Sprung auf, der den Vorderhang des Protocon quert und den Deuterocon abtrennt; dessen Spitze ist an frischen Bruchflächen abgesplittert, und auch weitere Beschädigungen hier wie am M 1 max. stellen junge Wertminderungen dar. Bei Beleg 6 liegt dagegen das Gebiß nahezu unverehrt vor. Übereinstimmend bei beiden Fragmenten ist ferner der Abkautungsgrad, welcher jenem der Belege 2, 4 und 5 entspricht. Wieweit jedoch all diese Reste individuell zusammengehören, dürfte schwerlich zu ermitteln sein. Immerhin differieren die Bezahnungen der Belege 6 und 7 in den Dimensionen um einiges; sie gleichen sich jedoch in der Formgebung so sehr, daß sich eine getrennte Beschreibung erübrigt.

Der P 4 max. des Alpenwolfes aus dem Heppenloch zeichnet sich durch den Besitz eines vom Protocon wohl abgesetzten, kräftigen, frei aufragenden Deuterocon aus. Ein solcher wird bei dem in der Stuttgarter Sammlung liegenden *Cuon alpinus alpinus* nur durch eine kleine Schmelzwarze angedeutet, von der eine Schmelzleiste zur Protocon-Spitze zieht. Noch schwächer scheint der Deuterocon nach E. THENIUS (1954, S. 257 Abb. 17) am P 4 max. von *Cuon priscus* angelegt; dessen starke Abkautung verwehrt aber eine verbindliche Beurteilung. Auch bei *Cuon alpinus europaeus* ist der Deuterocon meist verkümmert, doch finden sich unter den von M. BOULE (in M. BOULE & L. DE VILLENEUVE 1927, Taf. 9 Fig. 1, Taf. 10 Fig. 1—3) wiedergegebenen Materialien von Monaco dem Heppenloch-*Cuon* vergleichbare Funde, deren vorderer Schmelzrand dann gleichermaßen eine betonte Einziehung zwischen dem labial auslaufenden Protocon und dem lingual vorspringenden Deuterocon aufweist.

Der M 1 max. der nämlichen Maxillenfragmente vom Heppenloch unterscheidet sich von dem rezenten Alpenwolf der Stuttgarter Sammlung nur durch das schwach entwickelte, fast fehlende labiale Cingulum und seine ausgeprägtere Dreiseitigkeit. Diese wird durch weitgehenden Abbau des dem Innenhöcker distal angelagerten Schmelzfeldes erreicht. Erwähnenswerte Unterschiede gegenüber dem M 1 max. des von E. THENIUS (1954, S. 257 Abb. 17—18) bekanntgemachten *Cuon priscus* sind nicht vorhanden, wohl aber gegenüber jenem des von H. G. STEHLIN (in A. DUBOIS [†] & H. G. STEHLIN 1932, Taf. 7 Fig. 14) auf *Cuon alpinus europaeus* bezogenen aus der Grotte de Cotencher. Bei diesem ist der dem Protocon nachgestellte Talon derart kräftig, daß der Kronenumriß nahezu vierseitig wird, zumal auch die Einziehung der Außenwand zwischen den beiden Haupthöckern, dem Paracon und dem Metacon, fehlt. Daß es sich aber hierbei nicht um *Cuon alpinus europaeus* kennzeichnende Merkmale, sondern nur um eine individuelle Variante handelt, zeigen die von M. BOULE (in M. BOULE & L. DE VILLENEUVE 1927, Taf. 9 Fig. 1, Taf. 10 Fig. 1—3) vorgelegten Funde aus der Grotte de l'Observatoire. Unter diesen sind sowohl Belege, die zu dem aus der Grotte de Cotencher vermitteln, als auch solche, die jenem aus dem Subalyuk

gleichen. Es besteht deshalb keine Veranlassung, mit M. MOTTI (1940, S. 333; 1951, S. 64) den M 1 max. der letztgenannten Lokalität mit dem fossilen Alpenwolf Sardiniens in Verbindung zu bringen; zeitliche und räumliche Stellung sprechen weit eher für dessen Zuordnung zu *Cuon alpinus europaeus*.

Nach dieser eingehenden Beschreibung der aus dem Heppenloch gehobenen Reste vom Alpenwolf bedarf es keiner gesonderten Begründung, wenn weiterhin an dessen subspezifischer Selbständigkeit innerhalb des Formenkreises von *Cuon alpinus* festgehalten wird unter dem legitimen Namen:

Cuon alpinus fossilis NEHRING 1890

Derivatio nominis: fossilis = ausgegraben (lat.).

Lectotypus: Unterkieferfragment mit M 1 . . . M 2 mand. sin. im Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart (Geologisch-Paläontologische Abteilung Nr. 7681).
Abbildung durch A. NEHRING (1890, Taf. 2 Fig. 1—3).

Locus typicus: Heppenloch in der Gutenberger Höhle über dem Tiefental bei Gutenberg im Kreis Nürtingen (topographische Karte 1 : 25 000/7423 Wiesensteig).
Höhe etwa 700 m NN (ungefähr 170 m über Gutenberg).

Stratum typicum: Knochen-Breccie (versinterter Höhlenlehm mit Weißjura-Schutt und Säugetier-Resten).
Früh-Mittel-Pleistozän (Elster-Saale-Interglazial).

Diagnose:

Eine Unterart (Form) der Art (Formenkreis) *Cuon alpinus* mit kräftiger Bezahlung in starken Kiefern.

Abfolge der mandibularen Prämolaren mäßig aufgelockert.

P 4 mand. ohne Paraconid; mit einer dem Protoconid vorgelagerten schwachen Schmelzwarze und zwei dem Metaconid nachgestellten kleinen Schmelzhöckern.

M 1 mand. mit einem am Protoconid angelehnten meist kräftigen Metaconid; Talonid mit randlich gelagertem starkem Hypoconid und wulstig ausgebildetem schwachem Entoconid.

M 2 mand. zweiwurzelig; Trigonid mit randlich aufsteigendem starkem Protoconid und selbständig angelegtem schwachem Metaconid; Talonid mit niederem Hypoconid; Kronenumriß abgerundet dreieckig.

Kennzeichnend ist nicht dieses oder jenes Merkmal, das auch bei anderen *Cuon*-Formen auftreten mag, kennzeichnend ist die Häufung all dieser Merkmale innerhalb eines Gebisses. Aus solcher Gesamtwertung ergibt sich dann die Berechtigung, *Cuon alpinus fossilis* verglichen mit den jungquartären Vertretern von *Cuon alpinus* als primitiv, verglichen mit dem altpleistozänen *Cuon priscus* als progressiv zu bezeichnen. Dabei erscheint der Entwicklungsschritt zwischen letzterem und dem Alpenwolf vom Heppenloch nicht größer als der von diesem zum heutigen *Cuon alpinus alpinus*. Erneut stellt sich somit die Frage nach der taxionomischen Wertigkeit der altpleistozänen Form; denn deren von E. THENIUS (1954, S. 274) zu Recht herausgestellte Primitivität kann nach obigem kaum noch eine spezifische Abtrennung von *Cuon alpinus* begründen oder gar erzwingen, und die vorgebrachte Schwierigkeit in der Zuweisung der fossilen Form zur nördlichen oder südlichen Gruppe unter den heutigen Vertretern der Gattung *Cuon* ist für die gestellte Frage gegenstandslos, da mit J. R. ELLERMAN & T. C. S. MORRISON-SCOTT (1951, S. 233) die Zugehörigkeit sämtlicher rezenter *Cuon*-Formen zu einer einzigen Art anerkannt wird. Unter dieser Voraussetzung ist hier die Namensgebung des Alpenwolfes aus dem Heppenloch als *Cuon alpinus fossilis* NEHRING beibehalten und die des Typus aus der Caverne Mars bei Vence als *Cuon alpinus europaeus*

BOURGUIGNAT übernommen worden. Dieselbe Voraussetzung auf *Cuon priscus* angewandt, läßt auch diesen in den Formenkreis von *Cuon alpinus* einziehen, und somit ist er als *Cuon alpinus priscus* THENIUS zu bezeichnen.

E. THENIUS (1954, S. 281) hat jenen altpleistozänen Alpenwolf bereits als Waldbewohner angesprochen. Mit gleicher Begründung kann auch im Heppenloch-*Cuon* eine Waldform gesehen werden, die sich in der Lebensweise wohl kaum von *Cuon alpinus alpinus*, dem kräftigsten unter den heutigen Alpenwölfen, unterscheiden haben dürfte. Dieser meidet die offene Landschaft, er lebt in den dichten Gebirgswäldern seines weiten Verbreitungsgebietes; er jagt und reißt in meist kleinen Meuten Hirsche, Steinböcke und manch anderes Wild, er verfolgt, umzingelt und fällt seine Beute, oder aber treibt er sie gegen Felsabstürze (S. G. MIVART 1890, S. 186—188; A. BREHM 1915, S. 291—292; S. I. OGNEV 1931, S. 231—239). So mag auch jener, der Alpenwolf vom Heppenloch, dereinst gelebt und gejagt haben. Nur weniger Tiere Reste sind überkommen, erhalten geblieben und gefunden worden: eine spärliche Dokumentation, doch hinreichend, um die morphologische und historische Position im pleistozänen Entwicklungsfeld der Art zu erkennen.

Anhang

Nachweis zu Tab. 1:

A . . . C = *Cuon alpinus fossilis* / Heppenloch

A = A. NEHRING 1890, S. 21 Tab.

A. NEHRING 1890, S. 43 Tab. 1

B = K. D. ADAM 1958

C = K. D. ADAM 1958

Anmerkung zu Tab. 1:

Den Maßen A. NEHRINGS sind in der Tabelle jene der zur Untersuchung vorliegenden Belege vom Alpenwolf aus dem Heppenloch nachgestellt; hingewiesen sei auf die geringen Differenzen beider Vermessungen des zum Typus erwählten Stuttgarter Mandibelfragments.

Die Reste bezeugen zumindest zwei Tiere; die Belege 2, 4 und 5 sowie 6 und 7 könnten individuell zusammengehören, Beleg 3 mag ein weiteres Tier vertreten, Beleg 1 ist nach seinem Verlust nicht mehr zu beurteilen. Trotz wesentlich reicheren Materials erhöht sich demnach die von A. NEHRING (1890, S. 35) für *Cuon alpinus fossilis* geschätzte Anzahl von zwei oder drei Individuen nicht; er bleibt ein sehr seltener Vertreter der Caniden innerhalb der Heppenloch-Fauna.

Nachweis zu Tab. 2:

A = *Cuon alpinus priscus* / Hundsheim

E. THENIUS 1954, S. 278 Tab. 6, S. 279 Tab. 7

(vgl. S. 257 Abb. 19)

B = *Cuon alpinus priscus* / Mosbach

H. TOBIEN 1957, S. 437 Tab. 1

(vgl. Taf. 42 Fig. 1)

C = *Cuon alpinus fossilis* / Heppenloch

siehe Tab. 1

D = *Cuon alpinus europaeus* / Caverne Mars

J. B. BOURGUIGNAT 1875, S. 17—19, S. 20 Tab., S. 51 Tab.

(vgl. Taf. 16 Fig. 3)

E = *Cuon alpinus europaeus* / Grotte de l'Obseivatoire

M. BOULE in M. BOULE & L. DE VILLENEUVE 1927, S. 56 Tab.

(vgl. Taf. 10 Fig. 4)

- F = *Cuon alpinus europaeus* / Grotte de Cotencher
H. G. STEHLIN in A. DUBOIS [†] & H. G. STEHLIN 1932, S. 67 Tab.
(vgl. Taf. 7 Fig. 11)
- G = *Cuon alpinus europaeus* / Ofenberger Höhle
W. TEPPNER 1914, S. 13 Tab.
(vgl. S. 13 Abb. 5)
M. MÖTTL 1951, S. 63 Tab.
E. THENIUS 1954, S. 278 Tab. 6, S. 279 Tab. 7
- H = *Cuon alpinus europaeus* / Repolust-Höhle
M. MÖTTL 1951, S. 63 Tab.
- I = *Cuon alpinus europaeus* / Čertova dira
J. N. WOLDŘICH 1881, S. 323 Tab., S. 324
A. NEHRING 1891, S. 111 Tab.
(vgl. Taf. 2 Fig. 2)
- K = *Cuon alpinus europaeus* / Šipka
A. NEHRING 1891, S. 111 Tab.
- L = *Cuon alpinus priscus* / Hundsheim
E. THENIUS 1954, S. 277 Tab. 5
- M = *Cuon alpinus fossilis* / Heppenloch
siehe Tab. 1
- N = *Cuon alpinus europaeus* / Grotte de l'Observatoire
M. BOULE in M. BOULE & L. DE VILLENEUVE 1927, S. 56 Tab.
- O = *Cuon alpinus europaeus* / Grotte de Cotencher
H. G. STEHLIN in A. DUBOIS [†] & H. G. STEHLIN 1932, S. 68
- P = *Cuon alpinus europaeus* / Subalyuk
M. MÖTTL 1940, S. 332

Anmerkung zu Tab. 2:

Aus dem Schrifttum sind nur solche Maßangaben übernommen, die auf Untersuchung der Objekte selbst gründen. Eine Ausnahme bildet *Cuon alpinus europaeus* aus der Ofenberger Höhle, von dem E. THENIUS (1954, S. 276 Abb. 33 d) mehrere Maße offenbar an einem Abguß ermittelt hat; dies mag die Differenz in den Dimensionen des zweiten mandibularen Molaren zu den hier verzeichneten Angaben M. MÖTTLs erklären.

Die beiden Vermessungen des Mandibelfragments aus der Čertova dira von J. N. WOLDŘICH und A. NEHRING differieren allein in den Längen des ersten Molaren und der gesamten Backenzahnreihe um ein Geringes. In der Tabelle sind diese Maße nach letzterem eingetragen. Die von ersterem benannte Kieferlänge vom Eckzahn bis zum letzten Backenzahn ist, ebenso wie dasselbe Maß J. B. BOURGUIGNATS für den Typus aus der Caverne Mars, da zweifelhaft, nicht wiedergegeben. Die dafür eingesetzten Abmessungen wurden an Abbildungen genommen. Solche sind — sofern in natürlicher Größe verfügbar — für sämtliche angeführten Funde zur Ergänzung der Angaben über Kieferlängen herangezogen und ausgewertet worden. Die derart gewonnenen Maße sind in der Tabelle eingeklammert, die zugrunde liegenden Darstellungen in den Nachweisen zum Vergleich vermerkt.

Steppenwolf und Rotfuchs

Im Januar 1934 wurden die in der damaligen Württembergischen Naturaliensammlung in Stuttgart verwahrten Wolf- und Fuchs-Belege aus dem Heppenloch von F. BERCKHEMER zur Bearbeitung durch T. KORMOS nach Budapest ausgeliehen. Sie sind dort — ebenso wie einige der Kleinsäuger-Reste gleicher Provenienz (T. KORMOS 1937, S. 88) — in Verlust geraten. Der Umfang des Materials ist mangels Unterlagen nicht mehr zu

ermitteln, doch dürfte es sich vornehmlich um die unter folgenden Nummern im Fundtagebuch der Geologisch-Paläontologischen Abteilung des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart eingetragenen Zugänge handeln:

- 7687 Wolf Beleg zu A. NEHRING (1890, S. 46—48)
 7688 Fuchs
 7689 Wolf Beleg zu A. NEHRING (1890, S. 46—48)
 (7687 . . . 7689 von A. HEDINGER 1891 eingeliefert)

Einige weitere, von E. KOKEN (in R. R. SCHMIDT 1912, S. 179—180) signalisierte Funde vom Wolf und Fuchs wurden in der Heppenloch-Aufsammlung des Geologisch-Paläontologischen Instituts der Universität Tübingen verwahrt. Mehrfache Nachforschungen über deren Verbleib haben zu keinem Erfolg geführt, so daß wohl auch diese Stücke als verloren zu betrachten sind.

Canis LINNAEUS 1758

Canis lupus LINNAEUS 1758

Canis lupus LINNAEUS 1758 subsp. inc.

- 1890 *Canis lupus* n. subsp., aff. *pallipes* SYKES 1831 (n. subsp., aff. NEHRING 1890)
 A. NEHRING 1890, S. 35, 46—48, 49
 hier: *Lupus pallipes fossilis*
- 1891 *Canis* sp. inc. HEDINGER 1891
 A. HEDINGER 1891, S. 22
 hier: *Canis spec.*
- 1891 *Canis lupus* LINNAEUS 1758
 A. HEDINGER 1891, S. 22
 hier: *Canis spec.*
- 1891 *Canis* sp. inc. HEDINGER 1891
 A. HEDINGER 1891, S. 11
 hier: *Canis spec.*
- 1891 *Canis lupus* LINNAEUS 1758
 A. HEDINGER 1891, S. 11
 hier: *Canis lupus*
- 1908 *Canis* sp. inc. HEDINGER 1891
 E. SCHÜTZE in T. ENGEL 1908, S. 594—595
 hier: *Canis* sp.
- 1908 *Canis lupus* LINNAEUS 1758
 E. SCHÜTZE in T. ENGEL 1908, S. 594—595
 hier: *Canis lupus*
- 1912 *Canis* cf. *neschersensis* BLAINVILLE 1843 (cf. KOKEN 1912)
 E. KOKEN in R. R. SCHMIDT 1912, S. 179—180
 hier: *Canis* cf. *neschersensis*
- 1914 *Canis lupus* n. subsp., aff. *pallipes* SYKES 1831 (n. subsp., aff. NEHRING 1890)
 W. FREUDENBERG 1914, S. 141, 146, 152, S. 142 Tab., S. 145 Tab., S. 146 Tab., S. 148—149 Tab.
 hier: *Canis pallipes fossilis*
- 1925 *Canis lupus* cf. *lupus* LINNAEUS 1758 (cf. SOERGEL 1925)
 W. SOERGEL 1925, S. 418, Tab. zu S. 417
 hier: *Canis* cf. *lupus*
- 1926 *Canis neschersensis* BLAINVILLE 1843 oder *Canis lupus mosbachensis* SOERGEL 1925
 O. THIES (†) 1926, S. 577, 590, 596, S. 591 Tab.
 hier: *Canis neschersensis*
- 1928 *Canis lupus* cf. *lupus* LINNAEUS 1758 (cf. SOERGEL 1925)
 W. SOERGEL 1928, Taf. 2
 hier: *Canis* cf. *lupus*
- 1938 *Canis* sp. inc. HEDINGER 1891
 B. WOLF 1938, S. II 61, III 61
 hier: *Canis* sp.
- 1938 *Canis neschersensis* BLAINVILLE 1843 oder *Canis lupus mosbachensis* SOERGEL 1925
 B. WOLF 1938, S. II 61, III 65
 hier: *Canis neschersensis*
- 1938 *Canis lupus* LINNAEUS 1758
 B. WOLF 1938, S. II 61, III 65—III 66
 hier: *Canis lupus*

Die Wolf-Reste vom Heppenloch fanden durch A. NEHRING (1890, S. 35, 46—48, 49) eine erste Beschreibung, der nachstehende Funde zugrunde lagen:

1. Unterkieferfragment mit P 2 ... M 2 mand. sin.
 2. M 1 mand. dex.
 3. M 1 mand. dex.
 4. Unterkieferfragment mit M 1 ... M 2 mand. dex.
 5. Oberkieferfragment mit P 3 ... P 4 max. dex.
 6. M 1 max. dex.
 7. M 2 max. sin.
- (5 ... 7 wahrscheinlich vom gleichen Individuum wie 2 oder 3)
 (5 ... 6 dex. / 7 sin. nach Sammlungsetikette von A. NEHRING)

Insgesamt sind es Belege von vier Individuen, die in der Faunenliste als kleine Wolf-Form unter *Lupus* sp. erscheinen. Im Bemühen um deren artliche Bestimmung kommt A. NEHRING zu dem Ergebnis: „Ich finde in diesen Zähnen, sowohl den oberen als auch den unteren, eine große Übereinstimmung mit *Canis (Lupus) pallipes* SYKES, also mit dem indischen Wolfe. Man kann die fossile Form aus dem Heppenloch sehr wohl mit dieser recenten Art in directe Beziehung setzen, umsomehr als sie neben einer *Cuon*-Art vorkommt, und es wäre deshalb nicht unpassend, sie als *Lupus pallipes fossilis* zu bezeichnen.“ (1890, S. 47.) Dieser Name ist jedoch nomenklatorisch nicht rechtsfähig, da die Belege der vorgenannten Form nie abgebildet worden sind (R. RICHTER 1948, S. 153). Hinzu kommt, daß *pallipes* innerhalb der Gattung *Canis* nur der Rang einer Unterart zugestanden werden kann (J. R. ELLERMAN & T. C. S. MORRISON-SCOTT 1951, S. 219); *Lupus pallipes fossilis* wäre folglich unter Wahrung der Absicht seines Urhebers als *Canis lupus* n. subsp., aff. *pallipes* anzusprechen.

Wenig später führte A. HEDINGER (1891, S. 22; 1891, S. 11) in seinen Faunenlisten außer einem kleinen Wolf, *Canis* sp., noch einen großen Wolf bzw. *Canis lupus* an. Während ersterer sicherlich mit *Lupus* sp. in der Aufstellung A. NEHRINGS identisch ist, fehlt für den letzteren ein Beleg. Es scheint zumindest möglich, wenn nicht wahrscheinlich, daß dieser nicht dem Heppenloch, sondern einer von A. HEDINGER erwähnten nahen Höhle mit „jüngeren diluvialen Funden (Fuchs u. a. besonders der prachtvolle Schädel eines großen Wolfshundes nach Nehring)“ (1891, S. 10) entstammt, einer Höhle, die „wohl mit dem Heppenloch zusammenhängen“ (1891, S. 2) dürfte. Leider sind jene fragwürdigen Angaben in spätere, weitverbreitete, durch E. SCHÜTZE (in T. ENGEL 1908, S. 594—595) und B. WOLF (1938, S. II 61, III 61, III 65—III 66) erstellte Übersichten der Heppenloch-Fauna eingegangen.

Eine von E. KOKEN (in R. R. SCHMIDT 1912, S. 179—180) begonnene Revision der Funde aus dem Heppenloch blieb unvollendet; sie wurde von O. THIES (1926, S. 576, 577) als Dissertations-Thema übernommen und 1913 abgeschlossen. Die von E. KOKEN angedeutete Beziehung des Heppenloch-Wolfes zu *Canis neschersensis* mag deshalb weniger auf eigene Untersuchungen gründen, als vielmehr ein vorläufiges Arbeitsergebnis seines Schülers wiedergeben. Dies dürfte auch für den Hinweis auf nicht näher bezeichnete *Cuon*-Funde gelten, unter denen „mehrere der so bestimmten Reste des Heppenlochs ... zu *Canis* cf. *neschersensis*, d. h. zu einem kleinen Wolf“ (in R. R. SCHMIDT 1912, S. 180) gehören sollen; denn O. THIES (1926, S. 589, 590) benennt als Beispiel solch angeblicher Fehldeutung ein Mandibelfragment von *Cuon alpinus fossilis* aus der Tübinger Sammlung, das er sehr entschieden *Canis neschersensis* zuweist. Daß bei der Beschreibung des Wolfes vom Heppenloch durch O. THIES (1926, S. 577, 590, 596, S. 591 Tab.) derart ein von ihm verkannter Beleg des Alpenwolfes herausgestellt wird, entwertet die gegebene Determination und läßt es mithin belanglos erscheinen, daß für die Bestimmung der fraglichen Funde als *Canis neschersensis* vorwiegend Materialien aus den altpleistozänen Sanden von Mosbach und Mauer, also von *Canis lupus mosbachensis*, vergleichend erwähnt werden. Zugleich erledigt

sich auch die Wiedergabe jener zweifelhaften Benennung in der von B. WOLF (1938, S. II 61, III 65) zusammengetragenen, durch zahlreiche Fehlzitate ausgezeichneten Faunenliste des Heppenlochs.

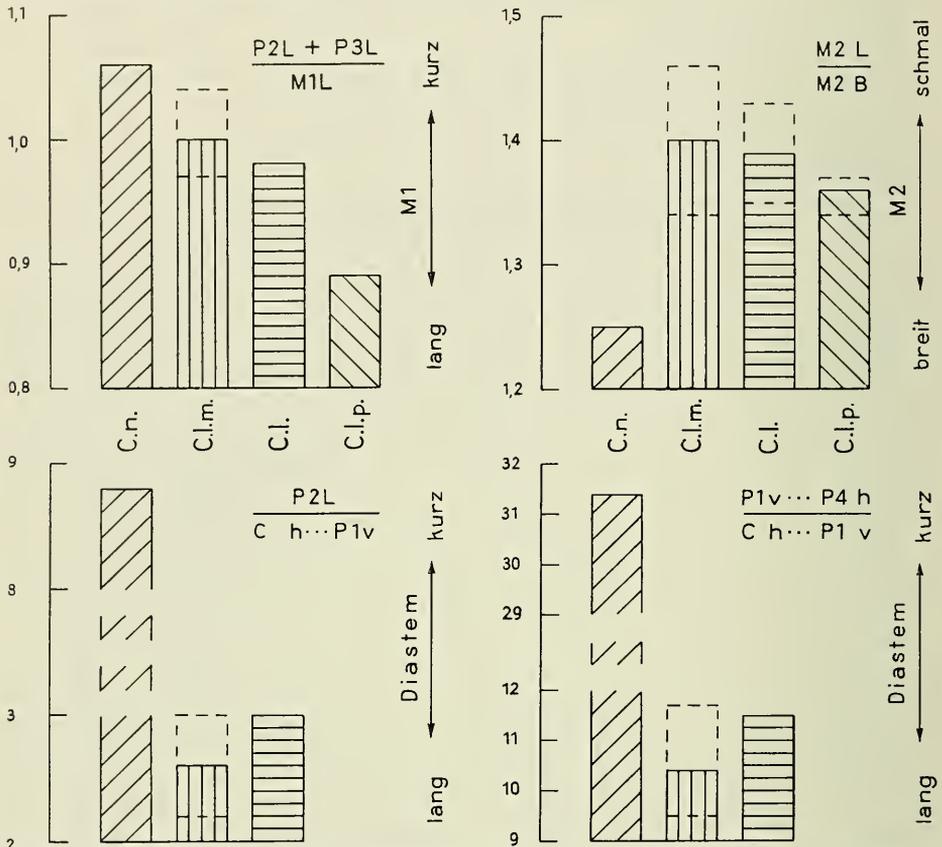


Abb. 5 bis 8. Oben links: Relative Länge von M1 mand. Nach Tab. 4: 21. Oben rechts: Relative Breite von M2 mand. Nach Tab. 4: 22. Unten links: Relative Länge des Diastem. Nach Tab. 4: 23. Unten rechts: Relative Länge des Diastem. Nach Tab. 4: 24.

C. n. = *Canis neschersensis* / Neschers
 C. l. = *Canis lupus* subsp. inc. / Heppenloch
 C. l. m. = *Canis lupus mosbachensis* / Mitteleuropa
 C. l. p. = *Canis lupus pallipes* / Südasien

Einzelmaße und Mittelwerte

Nahezu gleichzeitig bezog W. FREUDENBERG (1914, S. 141, 146, 152, S. 142 Tab., S. 145 Tab., S. 146 Tab., S. 148—149 Tab.) den Heppenloch-Wolf — unter Beibehalten der von A. NEHRING gegebenen Bestimmung — mit in den Kreis seiner weitgespannten Studien ein. Er weist dabei auf die durch A. NEHRING für vier Tiere ermittelte Größenschwankung des unteren Reißzahnes hin, welche „kleine und mittelgroße Formen“ (1914, S. 146) bezeugen soll und durch eine „solche spontane Rassenabzweigung, wie wir es bei Wald- und Rohrwolf beobachten, ... zu erklären“ (1914, S. 152) sei. Diese Aussage negiert die individuelle Variation und stimmt deshalb gleichermaßen bedenklich wie die mitgeteilten Maßangaben über das Gebiß der fast vollständig erhaltenen Stuttgarter Unterkieferhälfte.

Die Reihe der Bearbeiter abschließend, hat sich W. SOERTEL (1925, S. 418, Tab. zu S. 417; 1928, Taf. 2) eingehender mit der letzteren befaßt. Diese vermag er mit keiner der von ihm untersuchten kleinen Wolf-Formen, von Jockgrim und Süßenborn,

von Mosbach und Neschers, zu identifizieren. Sein Urteil lautet vielmehr: „Die von NEHRING speziell mit *Canis pallipes* in Vergleich gestellte Mandibel von Heppenloch fällt in ihren Ausmaßen an die untere Grenze des großen rezenten *Canis lupus* . . . Es scheint mir nicht notwendig, engere Beziehungen zum *Canis pallipes* als zum europäisch-nordasiatischen *Canis lupus* anzunehmen.“ (1925, S. 418.) Diese Zuweisung des Heppenloch-Wolfes zu *Canis lupus lupus* läßt sich jedoch nicht aufrecht erhalten, da sie zum einen auf rezentem Vergleichsmaterial gründet, welches Wölfe sehr verschiedener geographischer und rassischer Provenienz unzulässig vereint, und da sie sich zum anderen darauf beschränkt, nur einen einzigen — zudem den kräftigsten — Beleg aus dem zu beurteilenden Fundgut herauszugreifen.

Damit ist das gesamte Wissen über den Heppenloch-Wolf zusammengetragen, auf das sich nach dem Verlust der Belege jede künftige Beurteilung zu stützen hat. Eine solche wird durch das Fehlen von Abbildungen und durch die nur bedingte Verwertbarkeit der veröffentlichten Maßangaben erheblich erschwert. Trotzdem unterliegt es bei kritischer Sichtung des Mitgeteilten keinem Zweifel, daß der Wolf aus dem Heppenloch dem Formenkreis des *Canis lupus* zugehört. Innerhalb diesem kann er sowohl mit dem rezenten *Canis lupus pallipes* als auch mit *Canis lupus mosbachensis* des älteren Pleistozäns dimensionell verglichen, nicht aber — da auf anderer chronologischer Ebene — identifiziert werden. Ein metrischer Vergleich mit dem von H. M. D. DE BLAINVILLE (1839—1864, S. P 125, Taf. P 13) bekanntgegebenen *Canis neschersensis* — das Alter der vielgenannten Typus-Mandibel von Neschers ist ungewiß (W. SOERGEL 1925, S. 416; H. G. STEHLIN in A. DUBOIS [†] & H. G. STEHLIN 1932, S. 66 Anm. 4; T. KORMOS 1933, S. 22 Anm. 1) — offenbart dagegen erhebliche Differenzen: Im ganzen ist der Heppenloch-Wolf kräftiger, im einzelnen weist sein Unterkiefer ein größeres Diastem, einen relativ längeren Reißzahn und schmäleren nachfolgenden Backenzahn auf, alles Merkmale, die ihn zugleich *Canis lupus mosbachensis* nahebringen.

Bei der Aufstellung dieser Form hat W. SOERGEL zunächst hervorgehoben, daß sie „in den Kiefermaßen nicht unbeträchtlich, in den Zahnmaßen in verschiedenem Grade größer als das Original von Neschers“ (1925, S. 413) sei, doch möchte er dieser Feststellung wenig später der „beträchtlichen Größenschwankungen“ (1928, S. 233) wegen kein sonderliches Gewicht zumessen. Wesentlicher und als Kennmal beachtenswert scheint W. SOERGEL (1925, S. 413; 1928, S. 233—235) dagegen die bei dem altpleistozänen Mosbacher Wolf stets ausgeprägte Lücke zwischen dem Eckzahn und dem vordersten Prämolaren des Unterkiefergebisses zu sein. Deren Ausmaß darf jedoch nur bedingt mit W. SOERGEL (1928, S. 235) als Ausdruck der Entwicklungshöhe gewertet werden; T. KORMOS (1933, S. 21—22) möchte in der schwankenden Diastemlänge die Auswirkung der ökologischen Adaption, M. MOTTL (1941, S. 320) die der sexuellen Differenz erblicken. Eine solche Mehrdeutigkeit erschwert auch die Wertung des Längen-Breiten-Verhältnisses einzelner mandibularer Zähne, das nach W. SOERGEL (1925, S. 414—415) phyletisch bedingt, nach E. THENIUS (1954, S. 240) sexuell abhängig sein soll; dennoch glaubt letzterer, den Mosbacher Wolf „vom typischen *C. neschersensis* hauptsächlich durch den schmalen M_2 , was als ursprüngliches Merkmal zu werten ist“ (1954, S. 245), unterscheiden zu können.

Beachtung verdient ferner die relative Reißzahnlänge innerhalb des Unterkiefergebisses, aus der sich nach U. LEHMANN (1954, S. 39—42, S. 40 Abb. 1) die jeweilige Entwicklungshöhe abschätzen läßt. Tatsächlich weicht der Wert für den Typus von Neschers — U. LEHMANN (1954, S. 42) hat seiner Berechnung versehentlich die von W. FREUDENBERG (1914, S. 148—149 Tab.) mitgeteilten Längen von P 3 und P 4 anstatt die von P 2 und P 3 zugrunde gelegt — von dem des Mosbacher Wolfes ab. Bei diesem entspricht die Reißzahnlänge ungefähr den Längen der beiden mittleren Prämolaren, während *Canis neschersensis* einen etwas kürzeren Reißzahn aufweist. Der an sich geringe Unterschied mag dadurch an Gewicht gewinnen, daß einerseits die

Entwicklungstendenz auf eine Vergrößerung des Reißzahnes abzielt, andererseits der Wolf von Neschers aber sicher jüngeren Ablagerungen als der von Mosbach entstammt. Derart könnte die von U. LEHMANN (1954, S. 38) betonte abseitige Stellung des *Canis neschersensis* allenfalls begründet werden, nicht aber mit dem von ihm (1954, S. 42) für diese Art angeführten und zudem falsch berechneten Mittelwert, der sich auf zwei Individuen von *Canis lupus mosbachensis*, einen *Canis etruscus* bzw. *Canis olivolanus* von Peccioli und den Typus des *Canis neschersensis* nach Maßen W. VON REICHENAU (1906, S. 198—199 Tab.) bezieht.

Nur kurz hingewiesen sei auf die von W. SOERGEL (1928, S. 230—233, S. 231 Tab., S. 232 Tab.) herausgestellten Maßverhältnisse des Unterkieferkörpers. Sie lassen den Wolf von Neschers mit seiner absolut wie relativ sehr niederen Mandibel gegenüber dem von Mosbach als primitiv erscheinen, und dies trotz seines jüngeren geologischen Alters. Die von W. SOERGEL (1928, S. 233) betonte Massigkeit des Unterkiefers von *Canis neschersensis* bedarf jedoch der Einschränkung, daß diesem Urteil allein ein Fragment aus den altpleistozänen Tonen von Jockgrim zugrunde liegt, dessen Bestimmung nicht unwidersprochen geblieben ist (T. KORMOS 1933, S. 18, 30).

Diese Diskussion über die Bedeutung und Wertigkeit der metrischen Differenzen war erforderlich, da von dem zu beurteilenden Heppenloch-Wolf nicht viel mehr als Maße bekanntgeworden sind. Auf sie hat sich deshalb dessen hier vertretene Zuweisung zum Formenkreis des *Canis lupus* zu stützen, dem mit E. THENIUS (1954, S. 246) auch der Mosbacher Wolf zugerechnet wird. *Canis neschersensis* erscheint dagegen als abseitige Form, die weder als Vorläufer noch als Nachfolger — E. THENIUS (1954, S. 245, 246—247) möchte dies annehmen — von *Canis lupus mosbachensis* angesprochen werden darf. Eine genetische Verbindung des letzteren mit dem Wolf vom Heppenloch wäre dagegen durchaus denkbar; denn dieser zeigt gegenüber jenem von Mosbach in Maßen und Werten entsprechend seinem jüngeren, mittelpleistozänen Alter eine Abwandlung zum Progressiven. Der Körper des Unterkiefers ist kräftiger, vor allem absolut und relativ höher; seine Prämolaren und Molaren haben an Länge und Breite gewonnen, wobei prozentual die Breitenzunahme ebenso deutlich hervortritt wie die Tendenz einer Größenreduktion des vorletzten Unterkieferbackenzahnes.

Der Wert dieser Aussagen wird allerdings durch das geringe verfügbare Material erheblich eingeschränkt, und so sei noch ein morphologisches Merkmal betrachtet, dem von W. SOERGEL (1925, S. 413) ein gewisser diagnostischer Wert zugesprochen worden ist: die Ausbildung des Metaconid am zweiten mandibularen Prämolaren. Bei *Canis neschersensis* ist dieses kräftig entwickelt, bei *Canis lupus mosbachensis* dagegen nur schwach ausgebildet, kaum angedeutet oder überhaupt nicht angelegt (W. VON REICHENAU 1906, S. 200; L. RÜGER 1928, S. 29; K. WEITZEL 1936, S. 79; M. MOTTL 1941, S. 311). Während W. SOERGEL diese „außerordentlich schwache Entwicklung eines Metaconid am P₂ als primitiv bezeichnet“ (1925, S. 414), gelangt T. KORMOS zur gegensätzlichen Auffassung: „Die Entwicklung des Metaconid kann . . . nicht einfach als das Resultat einer fortgeschrittenen Entwicklung gedeutet werden, und dürfte eher als ein altertümliches Merkmal gelten, welches bei einzelnen, primitiveren Canidenstämmen bis zum heutigen Tage erhalten blieb, wogegen bei anderen, durch Anpassung an eine gewisse Lebensweise, es reduziert wurde.“ (1933, S. 21.) Demnach wäre das von W. SOERGEL (1925, S. 418) erwähnte Fehlen eines Metaconid beim Heppenloch-Wolf nicht ein primitives, sondern ein progressives Merkmal im Hinblick auf Entwicklung und Anpassung. Es zeigt sich also auch hier wieder die Schwierigkeit, aus morphologischen Befunden morphogenetische Aussagen zu gewinnen. Unbeschadet dessen aber, und darauf kommt es hier an, steht der Wolf aus dem Heppenloch im Bauplan seines zweiten mandibularen Prämolaren gleichfalls dem von Mosbach weit näher als jenem von Neschers.

Nach all dem weist sich der Heppenloch-Wolf als kleinwüchsiger Angehöriger des Formenkreises von *Canis lupus* aus, der dem altpleistozänen *Canis lupus mosbachensis*

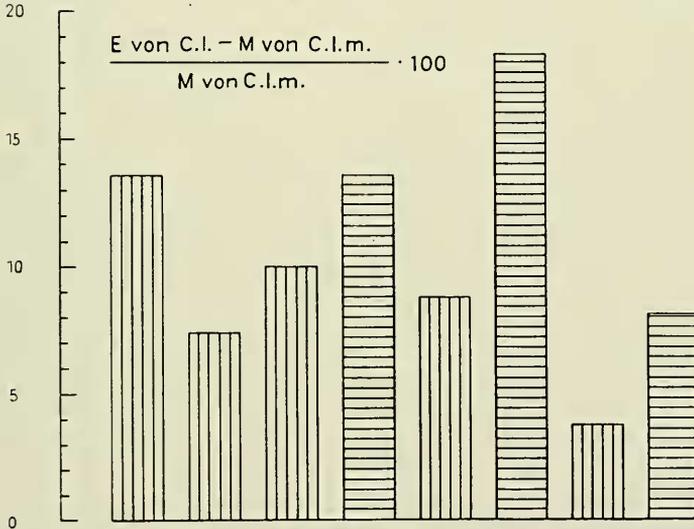
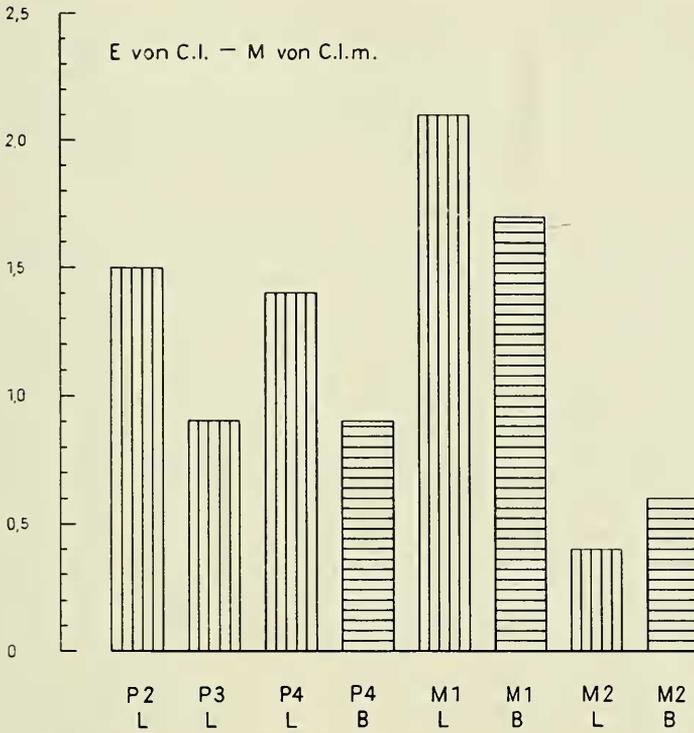


Abb. 9 und 10. Oben: Absolute Größenzunahme der Unterkieferzähne vom Heppenloch-Wolf (Beleg 1). Nach Tab. 4: 1. . . . 8. Unten: Relative Größenzunahme der Unterkieferzähne vom Heppenloch-Wolf (Beleg 1). Nach Tab. 4: 1. . . . 8.

C. l. m. = *Canis lupus mosbachensis* / Mitteleuropa M = Mittelwerte von C. l. m.
 C. l. = *Canis lupus subsp. inc.* / Heppenloch E = Einzelmaße von C. l.

nahesteht, jedoch auf einer chronologisch und morphologisch höheren Stufe einzuordnen ist. Ihn mit A. NEHRING zu dem heutigen Indischen Wolf „in directe Beziehung setzen“ (1890, S. 47) zu wollen, dürfte sich angesichts des inzwischen dank neuer Fossilfunde

erzielten Wissensfortschrittes erübrigen. Die Vergleichbarkeit des Wolfes vom Heppenloch mit *Canis lupus pallipes* hinsichtlich der Dimensionen und mancher morphologischer Charaktere resultiert wohl gleichermaßen wie die von E. HAUCK herausgearbeitete Formverwandtschaft zwischen dem Indischen Wolf und gewissen Hunde-Rassen nicht aus einem unmittelbaren Abstammungsverhältnis, sondern nur aus einer „Verwandtschaft im allgemeinen und einer Ähnlichkeit auf Grund der Größenfunktion“ (1946, S. 94).

Die vorgetragene systematische Beurteilung des Heppenloch-Wolfes mag eine Bekräftigung darin finden, daß K. WEITZEL die räumlich wie zeitlich nahen Wolf-Funde aus den mittelpleistozänen Schottern von Steinheim an der Murr ganz entsprechend wertet: „Der Steinheimer Canide zeigt sich ... fortgeschrittener als der Mosbacher Verwandte und fällt ... in bezug auf seine Größe in die Schwankungsbreite kleiner, heute lebender Wölfe, so daß man ihn sehr wohl bei *Canis lupus* einreihen kann.“ (1936, S. 80.) Der Wolf von Steinheim darf folglich ebenso wie der aus dem Heppenloch als *Canis lupus* subsp. inc. bestimmt werden, wobei es fraglich erscheint, ob die genaue phyletische Position dieser Form innerhalb des Entwicklungsfeldes von *Canis lupus* selbst bei reichem Fundgut überhaupt feststellbar wäre. Die Entfaltung des sich im Eiszeitalter herausbildenden Formenkreises liegt noch weithin im Dunkel des Unerforschten; es fehlt an Funden wie Befunden, an Kenntnis wie Erkenntnis.

Möglich sein dürfte es dagegen, die ökologische Situation dieses kleinwüchsigen mittelpleistozänen Wolfes aufzuhellen. Seit A. NEHRING (1890, S. 97) den kleinen und schlanken Steppenwölfen die kräftigeren Wald- und Gebirgswölfe gegenübergestellt hat, ist es üblich geworden, unmittelbar aus den Abmessungen der Lebensreste die Beschaffenheit des Lebensraumes zu erschließen. Dieses Verfahren hat jedoch bisweilen zu absonderlichen Ergebnissen geführt, so wenn die Fehlbestimmung zweier Gliedmaßenknochen aus den Mosbacher Sanden K. WEITZEL (1936, S. 81, Taf. 9 Fig. 1, 4) Anlaß gab, den mit gutem Grund als Steppenform angesehenen *Canis lupus mosbachensis* so lange in die altpleistozänen Waldungen zu vertreiben, bis ihm E. THENIUS (1954, S. 234, 244) durch Aufdecken des Irrtums seinen alten Lebensraum gleichsam zurückgeben konnte.

Es sind deshalb weniger die geringen Dimensionen der Reste des Heppenloch-Wolfes, denen ökologische Aussagekraft zugestanden werden soll und kann, als vielmehr deren Zusammenliegen mit solchen von *Cuon alpinus fossilis* innerhalb einer mehr oder minder synchronen Taphozönose, einer Grabgesellschaft, die sich durch dieses Vereinen vikariierender Formen als Dokumentation mehrerer Lebensgemeinschaften erweist. Solches wird bekräftigt durch das übrige Fundgut, das sich vorwiegend in Tiere des Waldes und Tiere der Steppe scheiden läßt. *Cuon alpinus fossilis* gehört zu den ersteren; sein Jagdrevier waren die vielgliederten und felsreichen Hänge, die ausgedehnten Waldungen der Nordwest-Alb, deren Bestände an Rot- und Schwarzwild die bevorzugte Jagdbeute abgaben. Für den kleinen Wolf resultiert dann zwangsläufig als Lebensraum die offenere Landschaft der Hochalb, als Lebensform die eines Steppenwolfes.

Diese Feststellung legt es nahe, der vergleichsweise geringen Größe des Heppenloch-Wolfes eine ökologische Deutung zu geben. T. KORMOS (1933, S. 23—24) benennt hierfür Beispiele aus der Gegenwart, E. THENIUS (1954, S. 280) fügt diesen mit *Canis lupus mosbachensis* von Hundsheim eines aus altpleistozäner Zeit hinzu; zugleich glaubt er (1954, S. 250), letzteren entsprechend dem allgemeinen Größengefälle von den nördlich-kontinentalen zu den südlich-atlantischen Wölfen auch chorologisch werten zu dürfen. Für den Wolf aus dem Heppenloch ist solches kaum in Erwägung zu ziehen, zumal nicht, wenn er — wie angenommen — mit dem von Steinheim übereinstimmen bzw. genetisch verbunden sein sollte. Dies läßt sich allerdings mangels geeigneter Dokumentation nicht beweisen, aber doch wahrscheinlich machen; denn die Wölfe beider Lokalitäten stehen nicht nur dimensionell und morphologisch, räumlich und zeit-

lich einander nahe, sie verbindet auch nahezu dieselbe Umwelt. Hier wie dort finden sie sich vergesellschaftet mit denselben Charakterformen offenen Geländes: Steppennashörnern, Wildpferden und Steppenbisonten.

Während aber deren Reste im Heppenloch neben und zwischen jenen der interglazialen Waldfauna liegen, lassen sie in Steinheim eine gewisse Schichtung erkennen: *Dicerorhinus hemitoechus* hält bis in das beginnende Glazial aus, *Equus steinheimensis* und *Bison priscus* gelangen erst am Ende des Interglazials zu weiter Verbreitung (K. D. ADAM 1954, S. 135 Abb. 3). In diesen Bereich des Übergangs von einer interglazialen Waldfauna zu einer glazialen Steppenfauna fallen auch die wenigen Steinheimer Wolf-Belege. Sie gehören einer Zeit an, da als Auswirkung der herannahenden oder einsetzenden Saale-Vereisung die Waldungen im Unterland mehr und mehr schwanden und so die Tierwelt der interglazialen Steppen der Hochalb neuen Lebensraum in tieferen und klimatisch weniger exponierten Teilen des Landes finden konnte.

Derart erscheinen die Steppenwölfe aus dem Heppenloch und von Steinheim durch Lebenszeit und Fundort gegeneinander abgesetzt, zugleich aber durch ihre Biotopkonstanz vereint. Und so mag es wohl erlaubt sein, sie als zwar zeitverschieden, doch nahe verwandt zu betrachten, in ihnen eine mittelleistozäne Form zu sehen, deren ökologische und phyletische Bedingtheit zu skizzieren hier versucht worden ist.

Vulpes OKEN 1816

Vulpes vulpes (LINNAEUS 1758)

Vulpes vulpes (LINNAEUS 1758) subsp. inc.

1890 *Vulpes vulpes?* (LINNAEUS 1758) (? NEHRING 1890)

A. NEHRING 1890, S. 35

hier: *Canis (vulpes?)*

1891 *Vulpes vulpes* (LINNAEUS 1758)

A. HEDINGER 1891, S. 22

hier: *Canis vulpes*

1891 *Vulpes vulpes* (LINNAEUS 1758)

A. HEDINGER 1891, S. 11

hier: *Canis vulpes*

1908 *Vulpes vulpes* (LINNAEUS 1758)

E. SCHÜTZE in T. ENGEL 1908, S. 594—595

hier: *Canis vulpes*

1908 *Vulpes cf. vulpes* (LINNAEUS 1758) (cf. FREUDENBERG 1908)

W. FREUDENBERG 1908, S. 215

hier: *Canis cf. vulpes*

1912 *Vulpes cf. vulpes* (LINNAEUS 1758) (cf. KOKEN 1912)

E. KOKEN in R. R. SCHMIDT 1912, S. 179

hier: *Canis cf. vulpes*

1926 *Vulpes vulpes* (LINNAEUS 1758)

O. THIES (†) 1926, S. 577, 591, S. 591 Tab.

hier: *Canis vulpes*

1938 *Vulpes vulpes?* (LINNAEUS 1758) (? NEHRING 1890)

B. WOLF 1938, S. II 61, III 72—III 73

hier: *Vulpes vulpes?*

Vom Fuchs lag A. NEHRING (1890, S. 35) nur ein fraglicher Beleg vor. Die bestimmte Angabe bei A. HEDINGER (1891, S. 10, 22; 1891, S. 2, 11) mag durch Einbeziehen der Faunula aus der oben erwähnten Nebenhöhle erklärt werden. Eine artliche Bestimmung blieb so O. THIES (1926, S. 577, 591, S. 591 Tab.) vorbehalten, der ein linkes Unterkieferfragment mit den beiden letzten Prämolaren anführt, jedoch derart unzulänglich charakterisiert, daß die Determination nicht überprüft werden kann.

Die Zuweisung des Fundes zu dem in der Gegenwart stark aufgegliederten Formenkreis von *Vulpes vulpes* als richtig vorausgesetzt, darf aus den geringen Zahnmaßen auf das Vorliegen eines schwachen Tieres bzw. einer kleinen Form des Rotfuchses geschlossen werden. Zur Aufhellung der kaum bekannten Vorgeschichte von *Vulpes vulpes* vermag jedoch dieses Unterkieferfragment — der gegenüber seinem Bearbeiter angezeigten Vorbehalte wegen — nichts beizutragen.

Anhang

Nachweis zu Tab. 3:

- A . . . H = *Canis lupus* subsp. inc. / Heppenloch
 A = A. NEHRING 1890, S. 47
 B = W. FREUDENBERG 1914, S. 141, S. 148—149 Tab.
 C = W. SOERGEL 1925, Tab. zu S. 417
 D = W. SOERGEL 1928, Taf. 2
 E = O. THIES [†] 1926, S. 591 Tab.
 F = A. NEHRING 1890, S. 47
 G = W. FREUDENBERG 1914, S. 142 Tab., S. 145 Tab., S. 146 Tab.
 H = O. THIES [†] 1926, S. 591 Tab.

Anmerkung zu Tab. 3:

In der Tabelle sind alle im Schrifttum mitgeteilten Maße des Heppenloch-Wolfes zusammengefaßt, ausgenommen die einzelner Zahnelemente bei O. THIES.

Die Fragwürdigkeit etlicher Maßangaben W. FREUDENBERGS wurde bereits angedeutet. Sie wird offenbar, wenn er für das Stuttgarter Mandibelfragment Länge und Breite des ersten Prämolaren verzeichnet, der nach A. NEHRING schon vor der Einbettung in Verlust geraten war; auch die Eckzahnmaße sind ebenso wie die des letzten Molaren anzuzweifeln. Zurückhaltung ist jedoch besonders gegenüber O. THIES geboten, dessen Arbeitsweise — soweit nachprüfbar — eine kaum zu überbietende Leichtfertigkeit erkennen läßt. So finden sich in seiner Tabelle zu *Canis neschersensis* vom Heppenloch als Längen und Breiten der mandibularen Molaren die von A. NEHRING für *Cuon alpinus fossilis* festgestellten Maße wiederholt, und unter die Angaben zum Typus-Unterkiefer von Neschers sind — Folge flüchtigen Abschreibens aus der nicht genannten Quelle (W. VON REICHENAU 1906, S. 198—199 Tab.) — Maße eines Wolf-Fundes von Lunel-Viel eingestreut.

Nachweis zu Tab. 4:

- A = *Canis neschersensis* / Neschers
 W. VON REICHENAU 1906, S. 198—199 Tab.
 W. SOERGEL 1925, Tab. zu S. 417
 W. SOERGEL 1928, Taf. 2
 B = *Canis lupus mosbachensis* / Mauer
 L. RÜGER 1928, S. 28—29 Tab. 6
 C = *Canis lupus mosbachensis* / Mosbach
 W. VON REICHENAU 1906, S. 198—199 Tab.
 W. VON REICHENAU 1910, S. 131—132 Tab.
 W. SOERGEL 1925, Tab. zu S. 417
 W. SOERGEL 1928, Taf. 2
 D = *Canis lupus mosbachensis* / Jagsthausen
 M. MOTTL 1941, S. 318 Tab.
 E = *Canis lupus mosbachensis* / Hundsheim
 E. THENIUS 1954, S. 248 Tab. 1, S. 249 Tab. 2
 F = *Canis lupus* subsp. inc. / Heppenloch
 siehe Tab. 3
 G = *Canis lupus pallipes* / Indien
 A. NEHRING 1890, S. 50 Tab. 2
 H = *Canis lupus pallipes* / Südasien
 E. THENIUS 1954, S. 248 Tab. 1, S. 249 Tab. 2
 I = *Canis neschersensis* / Neschers
 W. FREUDENBERG 1914, S. 142 Tab., S. 145 Tab., S. 146 Tab.
 K = *Canis lupus mosbachensis* / Mauer
 W. VON REICHENAU 1906, S. 197 Tab.

- L = *Canis lupus mosbachensis* / Mosbach
W. VON REICHENAU 1906, S. 197 Tab.
- M = *Canis lupus mosbachensis* / Mosbach
K. WEITZEL 1936, S. 79—80
- N = *Canis lupus mosbachensis* / Hundsheim
E. THENIUS 1954, S. 248 Tab. 1
- O = *Canis lupus* subsp. inc. / Heppenloch
siehe Tab. 3
- P = *Canis lupus pallipes* / Indien
A. NEHRING 1890, S. 50 Tab. 2
- Q = *Canis lupus pallipes* / Südasien
E. THENIUS 1954, S. 248 Tab. 1

Anmerkung zu Tab. 4:

Von W. FREUDENBERG sind allein einige Maße vom Heppenloch-Wolf und von *Canis neschersensis* übernommen, für die eine andere Quelle nicht vorhanden war. Von *Canis lupus mosbachensis* dienen die räumlich und zeitlich einander nahestehenden Belege aus dem südwestdeutschen Altpleistozän — erweitert durch die von E. THENIUS bearbeiteten Funde von Hundsheim — dem Vergleich.

Unter Neschers und Mosbach finden sich die Angaben W. VON REICHENAU mit denen W. SOERGELS vereint, wobei sich für die mehrfach publizierten Unterkiefer des Naturhistorischen Museums in Mainz nachstehende Zuweisung ergeben hat:

W. VON REICHENAU			W. SOERGEL	
1906	1906	1910	1925	1928
Taf. 10	Tab.	Tab.	Tab.	Taf. 2
Fig. 2	Nr. 1	Nr. 1	Nr. 22	Nr. 1910/c
Fig. 3	Nr. 2	Nr. 2	Nr. 23	Nr. 1910/b
Fig. 4	Nr. 3	Nr. 3	Nr. 24	Nr. 1910/d
—	—	—	Nr. 25	Nr. 1913/23
—	—	Nr. 4	Nr. 26	Nr. 1910/a

Bei den von E. THENIUS mitgeteilten Maßen des *Canis lupus pallipes* ist die Länge des letzten mandibularen Prämolaren offensichtlich falsch wiedergegeben; das in der Tabelle berichtigte Maß wurde an der von ihm (1954, S. 247 Abb. 12) angefertigten Zeichnung abgenommen.

Zusammenfassung

Aus der Knochen-Breccie des Heppenlochs — die Abb. 1 und 2 skizzieren seine Lage — konnte 1889/90 die erste und bislang einzige mittelpleistozäne Säugetier-Fauna der Schwäbischen Alb gewonnen werden. Nebst den Gebißresten zweier Individuen von *Macaca sylvana suevica* waren es Funde vom Alpenwolf, die in der Fachwelt erhebliches Aufsehen erregten und entsprechende Beachtung fanden.

Die listenmäßige Zusammenstellung der Schrifttumshinweise auf den Heppenloch-Cuon ist folglich, obschon unwesentliche Nennungen nicht angeführt sind, umfangreich. Dagegen beschränkt sich das Fundgut auf nur sieben Belege, deren eingehende Beschreibung und vergleichende Betrachtung die systematische Selbständigkeit dieser *Cuon alpinus fossilis* benannten mittelpleistozänen Form erweist. Als potentielle Ahnform wird der altpleistozäne *Cuon alpinus priscus* angesprochen; Folgeformen sind unter den Alpenwölfen des Jungquartärs zu erwarten. Die Ausstrahlungen dieses alten eurasiatischen Formenkreises nach Mitteleuropa in zeitlicher Abfolge und räumlicher Verteilung bringen die Abb. 3 und 4 zur Darstellung.

Auch die Wolf-Reste aus dem Heppenloch werden in der Literatur des öfteren erwähnt, wie die erbrachten Zitate und die referierten Äußerungen der Bearbeiter dartun.

Die Angaben letzterer sind es, welche nach dem Verlust des Fundguts — kritisch gesichtet — eine Wertung des Heppenloch-Wolfes begründen. Dieser zeigt sich in Abmessung und Formgebung mit dem nach Raum und Zeit benachbarten Steinheimer Wolf verbunden; er schließt sich dem zeitlich vorangehenden *Canis lupus mosbachensis* an und entfernt sich mit diesem von dem gleichfalls kleinwüchsigen *Canis neschersensis*. Die Abb. 5 bis 8 zeugen hierfür, während die Abb. 9 und 10 den Entwicklungsfortschritt des Wolfes aus dem Heppenloch gegenüber jenem von Mosbach hervorheben.

Über die verschollenen Fuchs-Belege läßt sich nicht urteilen, nur nach den spärlichen Angaben vermuten, daß ein schwaches Tier oder eine kleine Form von *Vulpes vulpes* vorgelegen hat.

In ihrer Differenzierung in Wald- und Steppenformen — hier Alpenwolf und auch Rotfuchs, dort Steppenwolf — spiegeln die Caniden des Heppenlochs die ökologische Zweiteilung der Gesamtfauna wider, die einem räumlichen Nebeneinander, nicht einem zeitlichen Nacheinander entspricht; denn es kann kein Zweifel daran bestehen, daß in der Knochen-Breccie des Heppenlochs eine mehr oder minder synchrone Taphozönose vorliegt. Deren Alter erweist sich als Elster-Saale-Interglazial und somit ungefähr gleichaltrig mit der Grabgesellschaft aus den *antiquus*-Schottern von Steinheim an der Murr.

Summary

The only Middle Pleistocene mammalian fauna yet found in the Swabian Alb was obtained in 1889/90 from the bone-breccia of the Heppenloch. The geographical situation of this cave is shown in figs. 1 and 2. The discovery there of remains of *Cuon*, associated with teeth of two individuals of *Macaca sylvana suevica*, was of particular scientific interest and attracted great attention.

Even when unessential references are disregarded, the list of literature referring to the *Cuon* from the Heppenloch is very extensive. Against that, only seven specimens were found, but a detailed study of them has proved that this Middle Pleistocene form is a distinct sub-species *Cuon alpinus fossilis*. The Early Pleistocene *Cuon alpinus priscus* is considered to be its possible ancestor, and it is probable that its descendants occur among the Late Quaternary Red Dogs. Figs. 3 and 4 show the radiation, in time and space, of this early Eurasiatic „Formenkreis“ to Central Europe.

The wolf remains found in the Heppenloch are also frequently mentioned in the literature. Following the loss of the specimens, such publications, critically reviewed, now provide the only basis for their discussion. From a study of its size and form, it appears that the Heppenloch wolf is related to the wolf from Steinheim which is of approximately the same age and comes from a nearby locality. The wolf from the Heppenloch is descended from the relatively small *Canis lupus mosbachensis*, and, together with the wolf from Steinheim, differs from *Canis neschersensis*, which is also small, as shown in figs. 5—8. Figs. 9 and 10 show the evolutionary development of the Heppenloch wolf, compared with that from Mosbach.

With regard to the remains of the Red Fox, which were probably also lost, it may be supposed either that the specimen was small or that there was a small form of *Vulpes vulpes*.

By their differentiation into forest forms on the one hand (Red Dog and Red Fox) and steppe forms on the other (Steppe Wolf), the Canidae from the Heppenloch show that there is an ecological division of the fauna. This, however, must be geographical and not stratigraphical, for there is no doubt that the bone-breccia of the Heppenloch is all of approximately one age. The remains are proved to date from the Elster-Saale Interglacial, and are therefore approximately contemporaneous with the fossils obtained from the *antiquus*-Gravels of Steinheim an der Murr.

Schrifttum

- ADAM, K. D.: Die mittelpleistozänen Faunen von Steinheim an der Murr (Württemberg). 3 Abb. — Quaternaria. Storia naturale e culturale del Quaternario, Roma, Bd. 1 (1954), S. 131—144.
- BÄCHLER, E.: Die prähistorische Kulturstätte in der Wildkirchli-Ebenalphöhle (Säntisgebirge, 1477—1500 m über Meer). 4 Taf., 1 Abb. — Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft. Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles, Aarau, Jg. 89 (1906), S. 347—420.
- Das alpine Paläolithikum der Schweiz im Wildkirchli, Drachenloch und Wildenmannsloch. Die ältesten menschlichen Niederlassungen aus der Altsteinzeit des Schweizerlandes. — Basel: Verlag Birkhäuser & Cie. 1940. XX + 263 + 15 S., 115 Taf. (Monographien zur Ur- und Frühgeschichte der Schweiz, Basel, Bd. 2 [1940], S. I—XX + 1—263 + 1—15.)
- BLAINVILLE, H. M. D. DE: Ostéographie ou Description iconographique comparée du squelette et du système dentaire des Mammifères récents et fossiles pour servir de base a la Zoologie et a la Géologie. Bd. 2. — Paris: J. B. Baillière et Fils 1839—1864. VIII + 976 S., 117 Taf.
- BOULE, M.: Les Grottes de Grimaldi (Baoussé-Roussé). Deuxième Partie. Géologie et Paléontologie (Fin). Bd. 1, Fasc. 4. — Monaco: Imprimerie de Monaco 1919. 126 S., 12 Taf., 15 Abb.
- BOULE, M., & VILLENEUVE, L. DE: La Grotte de l'Observatoire à Monaco. 27 Taf., 16 Abb. — Archives de l'Institut de Paléontologie humaine, Paris, Mém. 1 (1927), S. I—II + 1—115.
- BOURGUIGNAT, J. R.: Note complémentaire sur diverses espèces de Mollusques et de Mammifères découvertes dans une caverne près de Vence. — Paris: Imprimerie de madame veuve Bouchard-Huzard 1868. 12 S.
- BOURGUIGNAT, J. B.: Recherches sur les ossements de Canidae constatés en France à l'état fossile pendant la période quaternaire. 3 Taf. — Annales des Sciences Géologiques, Paris, Bd. 6, Nr. 6 (1875), S. 1—60.
- BREHM, A.: Die Säugetiere. Bd. 3: Raubtiere — Wale — Rüsseltiere — Sirenen — Klippschliefer — Unpaarhufer. 71 Taf., 52 Abb. In: Brehms Tierleben. Allgemeine Kunde des Tierreichs. Herausgegeben von O. ZUR STRASSEN. Bd. 12, 4. Aufl. — Leipzig & Wien: Bibliographisches Institut 1915. S. I—XVIII + 1—722. — (Neubearbeitet von L. HECK und M. HILZHEIMER.)
- DUBOIS, A. (†), & STEHLIN, H. G.: La grotte de Cotencher, station moustérienne. Première partie. 9 Taf., 27 Abb. — Abhandlungen der Schweizerischen Palaeontologischen Gesellschaft. Mémoires de la Société paléontologique suisse, Basel, Bd. 52, Nr. 5 (1932), S. I—II + 1—178. — (= Nr. 5, Bd. 52 [1932], S. I—II + 1—178.)
- EHRENBERG, K.: Beobachtungen in der Bärenhöhle im Kleinen Brieglerskogel (Bock-Höhle) im Toten Gebirge und ihr Vergleich mit solchen in der Salzofenhöhle. — Österreichische Akademie der Wissenschaften. Anzeiger, Wien, math.-naturwiss. Klasse Jg. 91 (1954), S. 30—36.
- Alpine und hochalpine Höhlen und Höhlenfunde in der Schweiz und in Österreich. 2 Abb., 5 Tab. — Die Höhle. Zeitschrift für Karst- und Höhlenkunde, Wien, Jg. 6 (1955), S. 41—51.
- ELLERMAN, J. R., & MORRISON-SCOTT, T. C. S.: Checklist of Palaeartic and Indian Mammals 1758 to 1946. — London: Printed by Order of the Trustees of the British Museum 1951. VI + 810 S., 1 Karte.
- ENDRISS, K.: Zur Geologie der Höhlen des Schwäbischen Albgebirges. I. Der Bau der Gutenberger Höhle. 1 Taf. — Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft, Berlin, Bd. 44 (1892), S. 49—83.
- Über den Bau der Höhlen des schwäbischen Albgebirges im allgemeinen und über den Bau der Gutenberger Höhle im besonderen. 2 Abb. — Blätter des Schwäbischen Albvereins, Stuttgart, Jg. 4 (1892), S. 187—197.
- Über den Bau der Höhlen des Schwäbischen Albgebirges im allgemeinen und über den Bau der Gutenberger Höhle im besondern. Ein geologischer Führer durch die Gutenberger Höhle. 1 Taf., 1 Karte. — Schriften des Schwäbischen Höhlenvereins, Stuttgart, Nr. 1 (1893), S. 1—42.
- ENGEL, T.: Geognostischer Wegweiser durch Württemberg. Anleitung zum Erkennen der Schichten und zum Sammeln der Petrefakten. 3. Aufl. — Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung (Erwin Nägele) 1908. XXXII + 645 S., 10 Taf., 261 Abb., 1 Karte und 5 Profile. — (Mitarbeitet von E. SCHÜTZE.)

- FREUDENBERG, W.: Die Fauna von Hundsheim in Niederösterreich. — Jahrbuch der kaiserlich-königlichen Geologischen Reichsanstalt, Wien, Bd. 58 (1908), S. 197—222.
- Die Säugetiere des älteren Quartärs von Mitteleuropa mit besonderer Berücksichtigung der Fauna von Hundsheim und Deutschaltenburg in Niederösterreich nebst Bemerkungen über verwandte Formen anderer Fundorte. 20 Taf., 69 Abb. — Geologische und Palaeontologische Abhandlungen, Jena, Bd. 16 (Neue Folge 12) (1913—1914), S. 453—672. — (= H. 4/5, Bd. 16 [Neue Folge 12] [1914], S. 1—220.)
- Die Heppenlochfauna und ein weiterer Beleg des *Inuus suevicus* HEDINGER. 1 Abb. — Palaeontologische Zeitschrift, Berlin, Bd. 14 (1932), S. 126—132.
- HAUCK, E.: *Canis pallipes*, der indisch-persische Wolf. 6 Abb., 1 Beil. — Akademie der Wissenschaften in Wien. Sitzungsberichte, Wien, math.-naturwiss. Klasse Bd. 155, Abt. I (1946), S. 83—95.
- HEDINGER, (A.): Neue Höhlenfunde auf der schwäbischen Alb (im Heppenloch). — Correspondenz-Blatt der deutschen Gesellschaft für Anthropologie, Ethnologie und Urgeschichte, München, Jg. 22 (1891), S. 9—12, 20—24.
- HEDINGER, A.: Die Höhlenfunde aus dem Heppenloch. 1 Taf. — Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg, Stuttgart, Jg. 47 (1891), S. 1—14.
- KAFKA, J.: Rezenten und fossile Huftiere Böhmens. (Ungulata.) I. Abteilung. 1. Rüsseltiere. Proboscidea. — 2. Unpaarzehrer. Perissodactyla. — Prag: Kommissionsverlag von Fr. Řivnác 1913. 86 S., 67 Abb. (Archiv für die naturwissenschaftliche Landesdurchforschung von Böhmen, Prag, Bd. 14, Nr. 5 [1913], S. 1—86.)
- KORMOS, T.: Die Wölfe des ungarischen Oberpliozäns. 1 Taf. — Folia Zoologica et Hydrobiologica, Riga, Bd. 5 (1933—1934), S. 13—35. — (= Nr. 1, Bd. 5 [1933], S. 13—35.)
- Über die Kleinsäuger der Heppenlochfauna. — Jahresberichte und Mitteilungen des Oberrheinischen geologischen Vereines, Stuttgart, Neue Folge Bd. 26 (1937), S. 88—97.
- LEHMANN, U.: Die Fauna des „Vogelherds“ bei Stetten ob Lontal (Württemberg). 4 Taf., 7 Abb. — Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Stuttgart, Abh. Bd. 99 (1954), S. 33—146.
- MAŠKA, K. J.: Der diluviale Mensch in Mähren. Ein Beitrag zur Urgeschichte Mährens. — Neutitschein: Selbstverlag des Verfassers 1886. IV + 111 S., 51 Abb.
- MIVART, S. G.: Dogs, Jackals, Wolves, and Foxes: A Monograph of the Canidae. — London: R. H. Porter, and Dulau & Co. 1890. VIII + XXXVI + 216 S., 45 Taf., 59 Abb.
- MOTTL, M.: Die Mussolini-Höhle (Subalyuk) bei Cserépfalu. Speläologische Monographie. V. Die Fauna der Mussolini-Höhle. 2 Taf., 56 Abb. — Geologica Hungarica, Budapest, Series Palaeontologica Fasc. 14 (1940), S. 227—340.
- Canidenreste von Jagsthausen und von Karlstadt. 4 Abb. — Palaeontologische Zeitschrift, Berlin, Bd. 22 (1941), S. 310—321.
- Die Repolust-Höhle bei Peggau (Steiermark) und ihre eiszeitlichen Bewohner. 24 Taf., 26 Abb. — Archaeologia Austriaca. Beiträge zur Paläanthropologie, Ur- und Frühgeschichte Österreichs, Wien, H. 8 (1951), S. 1—78. — (Mitbearbeitet von V. MAURIN.)
- MURBAN, K., & MOTTL, M.: Die Bärenhöhle (Hermann-Bock-Höhle) im Kleinen Brieglersberg, Totes Gebirge. 3 Taf., 2 Abb., 2 Beil. — Mitteilungen des Museums für Bergbau, Geologie und Technik am Landesmuseum „Joanneum“, Graz, H. 9 (1953), S. 1—19.
- MUSIL, R.: Mährische Fundstellen pleistozäner Wirbeltiere. 3 Taf. — Geologie. Zeitschrift für das Gesamtgebiet der Geologie und Mineralogie sowie der angewandten Geophysik, Berlin, Jg. 5 (1956), S. 319—326.
- NEHRING, A.: Über *Cuon alpinus foss.* aus dem Heppenloch in Württemberg. — Sitzungs-Berichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin, Berlin, Jg. 1890, S. 19—21.
- Über *Cuon alpinus fossilis* NEHRING, nebst Bemerkungen über einige andere fossile Caniden. 1 Taf. — Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Palaeontologie, Stuttgart, Jg. 1890, II. Bd., S. 34—52.
- Über Tundren und Steppen der Jetzt- und Vorzeit, mit besonderer Berücksichtigung ihrer Fauna. — Berlin: Ferd. Dümmlers Verlagsbuchhandlung 1890. VIII + 257 S., 1 Abb., 1 Karte.

- NEHRING, A.: Diluviale Reste von *Cuon*, *Ovis*, *Saiga*, *Ibex* und *Rupicapra* aus Mähren. 2 Taf., 3 Abb. — Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Palaeontologie, Stuttgart, Jg. 1891, II. Bd., S. 107—155.
- Die ehemalige Verbreitung der Gattung *Cuon* in Europa. — Sitzungs-Berichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin, Berlin, Jg. 1891, S. 75—78.
- OBERMAIER, H.: Der Mensch der Vorzeit. 39 Taf., 404 Abb., 4 Karten. In: Der Mensch aller Zeiten. Natur und Kultur der Völker der Erde. Bearbeitet von H. OBERMAIER, F. BIRKNER, W. SCHMIDT u. a. Bd. 1. — Berlin, München & Wien: Allgemeine Verlags-Gesellschaft m. b. H. 1912. S. I—XII + 1—592.
- OGNEV, S. I.: The Mammals of Eastern Europe and Northern Asia. Bd. 2. — Moskau & Leningrad: Staatlicher Verlag 1931. XII + 776 S., 5 Taf., 202 Abb., 65 Tab. — (Russisch.)
- REICHENAU, W. VON: Beiträge zur näheren Kenntnis der Carnivoren aus den Sanden von Mauer und Mosbach. — Darmstadt: In Kommission bei A. Bergsträsser 1906. 130 S., 14 Taf. (Abhandlungen der Großherzoglich Hessischen Geologischen Landesanstalt zu Darmstadt, Darmstadt, Bd. 4, H. 2 [1906], S. 185—314.)
- Revision der Mosbacher Säugetierfauna, zugleich Richtigstellung der Aufstellung in meinen „Beiträgen zur näheren Kenntnis der Carnivoren aus den Sanden von Mauer und Mosbach“. — Notizblatt des Vereins für Erdkunde und der Großh. geologischen Landesanstalt zu Darmstadt für das Jahr 1910, Darmstadt, IV. Folge H. 31 (1910), S. 118—134.
- RICHTER, R.: Einführung in die Zoologische Nomenklatur durch Erläuterung der Internationalen Regeln. 2. Aufl. — Frankfurt am Main: Verlag Dr. Waldemar Kramer 1948. 252 S.
- RÜGER, L.: Beiträge zur Kenntnis der altdiluvialen Fauna von Mauer an der Elsenz und Eberbach a. Neckar. Carnivora et Rodentia. 3 Taf., 8 Abb. — Geologische und Palaeontologische Abhandlungen, Jena, Bd. 20 (Neue Folge 16) (1928—1929), S. 195—232. — (= H. 2, Bd. 20 [Neue Folge 16] [1928], S. 1—38.)
- SCHMIDT, R. R.: Die diluviale Vorzeit Deutschlands. — Stuttgart: E. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung Nägele und Dr. Sproesser 1912. XIV + VIII + 283 S., 47 Taf., 140 Abb., 8 Tab. — (Mitbearbeitet von E. KOKEN und A. SCHLIZ.)
- SCHWENKEL, H.: Heimatbuch des Bezirks Urach. — Urach: Druck und Verlag der Fr. Bühlerschen Buchdruckerei, Inh. Dr. Otto Weise, 1933. 656 + 135 S., 367 Abb., 1 Karte.
- Naturkundliches Heimatbuch von Kirchheim u. Teck und Umgebung. — Stuttgart: Hoffmannsche Buchdruckerei Felix Kraus 1950. 187 S., 143 Abb.
- SEIFERLE, E., & MEYER, L.: Das Normalgebiss des Deutschen Schäferhundes in den verschiedenen Altersstufen. 39 Abb. — Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich, Zürich, Jg. 87 (1942), S. 205—252.
- SOERGEL, W.: Die Säugetierfauna des altdiluvialen Tonlagers von Jockgrim in der Pfalz. 1 Taf., 2 Tab. — Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, Berlin, Abh. Bd. 77 (1925), S. 405—438.
- Ein kleiner Wolf aus den Kiesen von Süßenborn. 2 Taf. — Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, Berlin, Abh. Bd. 80 (1928), S. 227—237.
- TEPPNER, W.: Beiträge zur fossilen Fauna der steirischen Höhlen. I. 6 Taf., 5 Abb. — Mitteilungen für Höhlenkunde, Graz, Jg. 7, H. 1 (1914), S. 1—18.
- THENIUS, E.: Die Caniden (Mammalia) aus dem Altquartär von Hundsheim (Niederösterreich) nebst Bemerkungen zur Stammesgeschichte der Gattung *Cuon*. 33 Abb., 10 Tab. — Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Stuttgart, Abh. Bd. 99 (1954), S. 230—286.
- Zur Abstammung der Rotwölfe (Gattung *Cuon* HODGSON). 2 Abb. — Österreichische Zoologische Zeitschrift, Wien, Bd. 5 (1955), S. 377—387. — (= H. 3, Bd. 5 [1954], S. 377—387.)
- THIES, O. (†): Beiträge zur Kenntnis der Heppenlochfauna und der Fauna der Frankenbacher Sande. — Jahrbuch der Preussischen Geologischen Landesanstalt zu Berlin für das Jahr 1925, Berlin, Bd. 46 (1926), S. 576—615.
- TOBIEN, H.: *Cuon* HODG. und *Gulo* FRISCH (Carnivora, Mammalia) aus den altpleistozänen Sanden von Mosbach bei Wiesbaden. 3 Taf. — Acta Zoologica Cracoviensia, Kraków, Bd. 2 (1957), S. 433—451.
- TSCHUMI, O.: Die steinzeitlichen Epochen. Die Altsteinzeit I (Altpalaeolithicum). 24 Abb., 1 Karte. In: Urgeschichte der Schweiz. Herausgegeben von O. Tschumi. Bd. 1. — Frauenfeld: Verlag Huber & Co. Aktiengesellschaft 1949. S. 407—474. — (Mitbearbeitet von H. BÄCHLER.)

- WEITZEL, K.: Über Reste von Mosbacher Wölfen. 1 Taf. — Notizblatt der Hessischen Geologischen Landesanstalt zu Darmstadt für das Jahr 1935, Darmstadt, V. Folge H. 17 (1936), S. 79—82.
- WOLDŘICH, J. N.: Beiträge zur diluvialen Fauna der mährischen Höhlen. III. — Verhandlungen der kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt, Wien, Jg. 1881, S. 322—324.
- Reste diluvialer Faunen und des Menschen aus dem Waldviertel Niederösterreichs in den Sammlungen des k. k. naturhistorischen Hofmuseums in Wien. 6 Taf., 8 Abb. — Denkschriften der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Wien, math.-naturwiss. Classe Bd. 60 (1893), S. 565—634.
- WOLF, B.: Fauna fossilis cavernarum I. — 's-Gravenhage: Dr. W. Junk, Verlag für Naturwissenschaften, 1938. VIII + 192 (Abt. II) + 96 (Abt. III) S. — (Fossilium Catalogus, 's-Gravenhage, I: Animalia P. 82 [1938], S. V—XII + 1—192 [Abt. II] + 1—96 [Abt. III].)
- ZITTEL, K. A.: Palaeozoologie. Bd. 4: Vertebrata (Mammalia). 590 Abb. In: Handbuch der Palaeontologie. Herausgegeben von K. A. ZITTEL, Abt. I. — München & Leipzig: Druck und Verlag von R. Oldenbourg 1891—1893. S. I—XII + 1—799.

Tabelle 1

Unterkiefer

Nachweis Beleg	A		B			
	1	2	2	3	4	5
Zahnmaße						
1. C L	—	—	—	11,0	—	—
2. C B	—	—	—	7,2	—	—
3. P 2 L	—	—	—	—	—	9,9
4. P 3 L	—	—	—	—	—	11,1
5. P 4 L	—	—	—	—	—	14,8
6. P 4 B	—	—	—	—	—	7,2
7. M 1 L	24,0	24,5	24,6	—	—	24,5
8. M 1 B	9,0	9,0	9,3	—	—	9,6
9. M 2 L	8,3	8,1	8,1	—	8,2	—
10. M 2 B	7,2	6,5	6,5	—	6,4	—
Kieferlänge						
11. C h ... M 2 h	—	—	—	—	81,3	—
12. P 1 v ... P 4 h	—	—	—	—	—	45,2
13. P 1 v ... M 2 h	—	—	—	—	78,2	—
14. P 2 v ... P 4 h	—	—	—	—	—	37,7
15. P 2 v ... M 2 h	—	—	—	—	70,9	—
16. M 1 v ... M 2 h	—	—	32,0	—	32,0	—
17. C h ... P 1 v	—	—	—	3,0	—	3,0
Kieferhöhe						
18. hinter C	—	—	—	22,0	—	—
19. vor P 1	—	—	—	23,0	—	—
20. unter M 1	—	—	28,5	—	—	—
21. hinter M 2	—	31,3	31,5	—	—	—
Kieferdicke						
22. unter P 2	—	—	—	11,4	—	—
23. unter M 1	—	—	11,9	—	—	—

Oberkiefer

Nachweis Beleg	C	
	6	7
Zahnmaße		
24. P 4 L	23,2	—
25. P 4 B v	11,5	—
26. P 4 B m	8,2	8,2
27. M 1 L	14,1	13,5
28. M 1 B v	16,5	15,8
29. M 1 B m	14,4	13,8
30. M 1 B h	15,2	14,7

Tabelle 2

Unterkiefer

Nachweis	A	B	C	D	E	F	G	H	I	K
	Hundsheim	Mosbach	Heppenloch	Caverne Mars	Grotte de l'Observatoire	Grotte de Cotendher	Ofenberger Höhle	Repolust-Höhle	Čertova díra	Šipka
Zahnmaße										
1. C H	—	—	—	—	—	—	—	—	37,0	—
2. C L	11,6	11,0	11,0	11,0	—	—	13,0	—	12,0	—
3. C B	7,7	7,3	7,2	7,0	—	—	8,0	—	—	—
4. P 1 L	—	—	—	6,0	—	—	—	—	—	—
5. P 1 B	—	—	—	3,5	—	—	—	—	—	—
6. P 2 L	9,1	8,9	—	9,0	—	9,5	9,8	—	9,0	—
7. P 2 B	4,6	5,2	—	5,0	—	—	5,4	—	5,0	—
8. P 3 L	10,6	10,7	—	10,5	—	—	11,4	—	10,3	—
9. P 3 B	5,0	5,0	—	5,0	—	—	6,1	—	5,0	—
10. P 4 L	13,7	14,0	—	14,0	—	—	15,0	—	13,5	14,5
11. P 4 B	6,8	6,8	—	7,2	—	—	7,3	—	6,5	—
12. M 1 L	23,2	23,3	24,0	21,0	21,0	21,0	23,0	23,0	20,3	22,0
13. M 1 B	9,8	9,8	9,0	9,6	—	—	10,0	9,9	8,5	9,5
14. M 2 L	9,0	8,9	8,3	7,5	7,0	—	8,2	8,3	—	—
15. M 2 B	7,2	6,9	7,2	6,0	—	—	7,1	7,3	—	—
Kieferlänge										
16. C v ... M 2 h	—	—	—	(84,5)	—	—	(88,0)	—	(80,5)	—
17. C h ... M 2 h	—	—	—	(73,5)	(73,0)	—	(75,0)	—	(69,5)	—
18. P 1 v ... P 4 h	—	—	—	(42,0)	—	—	(41,0)	—	(38,5)	—
19. P 1 v ... M 2 h	—	—	—	69,5	—	—	70,5	—	67,0	71,0
20. P 2 v ... P 4 h	—	—	—	(36,0)	(34,5)	—	35,0	—	33,0	35,0
21. P 2 v ... M 2 h	—	—	—	(64,0)	(64,0)	—	(64,0)	—	(61,5)	—
22. M 1 v ... M 2 h	—	(35,0)	—	(28,5)	(29,5)	(29,0)	(31,0)	—	(28,5)	—
23. C h ... P 1 v	—	—	3,0	3,0	—	—	—	—	—	—

Tabelle 3

Unterkiefer

Nachweis Beleg	A		B		C	D	E
	1	4	1	4	1	1	?
Zahnmaße							
1. C L	—	—	11,5	—	—	—	—
2. C B	—	—	9,0	—	—	—	—
3. P 1 L	—	—	6,0	—	—	—	—
4. P 1 B	—	—	4,3	—	—	—	—
5. P 2 L	—	—	12,5	—	—	—	—
6. P 2 B	—	—	6,0	—	—	—	—
7. P 3 L	—	—	13,0	—	—	—	—
8. P 3 B	—	—	6,5	—	—	—	—
9. P 4 L	—	—	15,0	—	15,4	—	15,0
10. P 4 B	—	—	7,5 ... 8,0	—	7,5	—	—
11. M 1 L	26,0	24,0	26,0	24,0	—	—	24,0 ... 24,5 9,0
12. M 1 B	—	—	11,0	—	—	—	8,1 ... 8,3
13. M 2 L	—	10,0	10,8	10,0	—	—	6,5 ... 7,2
14. M 2 B	—	7,0	8,0	7,0	—	—	—
15. M 3 L	—	—	4,0	—	—	—	—
16. M 3 B	—	—	3,0	—	—	—	—
Alveolenmaße							
17. P 1 L	—	—	—	—	5,8	5,8	—
18. P 2 L	—	—	—	—	11,8	11,8	—
19. P 3 L	—	—	—	—	—	—	—
20. P 4 L	—	—	—	—	≈ 15,4	≈ 15,4	—
Kieferlänge							
21. C h ... P 4 h	—	—	—	—	51,4	51,4	—
22. P 1 v ... P 4 h	—	—	—	—	43,1	48,4	—
23. P 1 v ... M 2 h	87,0	—	—	—	—	—	—
24. P 2 v ... P 4 h	—	—	—	—	42,0	42,0	—
25. P 2 v ... M 2 h	81,0	—	—	—	—	—	—
26. C h ... P 1 v	—	—	—	—	4,2	4,2	—
Kieferhöhe							
27. vor P 1	—	—	—	—	—	21,8	—
28. hinter P 1	—	—	—	—	—	23,0	—
29. unter P 2	—	—	—	—	—	24,2	—
30. hinter P 2	—	—	—	—	—	23,2	—
31. unter P 3	—	—	—	—	—	24,5	—
32. hinter P 3	—	—	—	—	24,2	24,2	—
33. unter P 4	—	—	—	—	26,3	26,3	—
34. hinter P 4	—	—	—	—	29,2	29,2	—
35. unter M 1	—	—	—	—	30,4	—	—
36. hinter M 2	—	22,0 ... 23,0	—	22,0 ... 23,0	—	—	—

[Noch Tabelle 3]

Kieferdicke							
37. hinter P 2	—	—	—	—	—	12,3	—
38. hinter P 3	—	—	—	—	—	11,3	—
39. hinter P 4	—	—	—	—	—	12,0	—

Oberkiefer

Nachweis	F	G	H
Beleg	5 . . . 7	5 . . . 7	5
Zahnmaße			
40. P 3 L	13,0	—	—
41. P 4 L	21,0	21,0	21,0
42. M 1 L	15,0	15,0	—
43. M 1 B	19,0	19,0	—
44. M 2 L	8,0	8,0	—
45. M 2 B	12,0	12,0	—

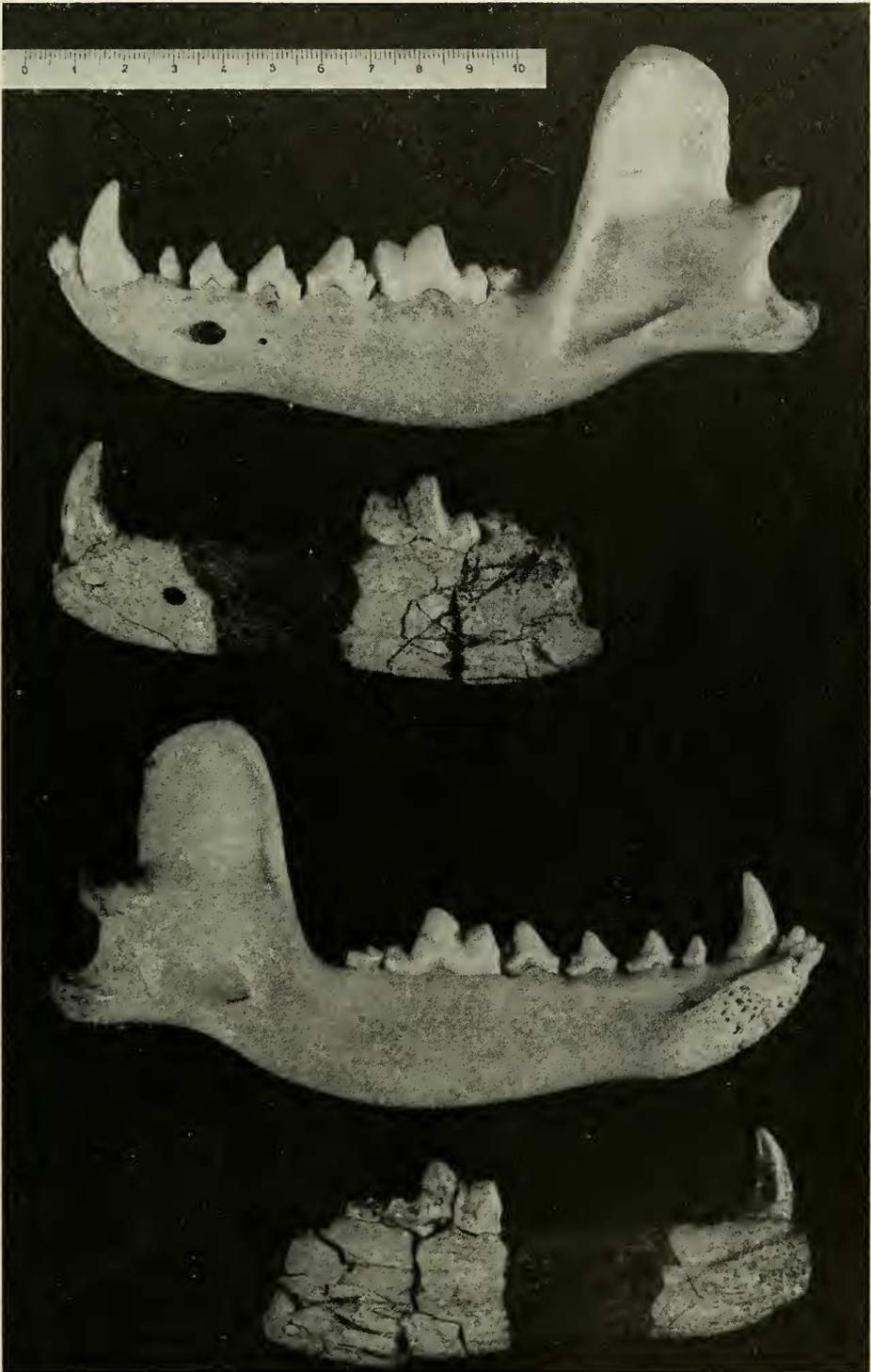
Tabelle 4

Unterkiefer

Nachweis	A Neschers	B Mauer	C Mosbach				D Jagsthausen	E Hundsheim		F Heppenloch	G Indien	H Südastien
Zahnmaße												
1. P 2 L	11,4	11,2	11,6	—	10,1	—	—	—	—	12,5	—	10,0
2. P 3 L	13,0	—	13,4	12,6	11,6	—	12,0	11,8	—	13,0	—	11,8
3. P 4 L	14,0	—	—	15,0	—	—	13,8	—	—	14,5	—	14,5
4. P 4 B	6,0	—	—	7,0	—	—	6,1	—	—	6,7	—	7,9
5. M 1 L	23,0	24,1	24,0	24,2	22,4	—	23,8	23,9	24,0	26,0	24,0	24,6
6. M 1 B	9,0	9,0	10,0	10,0	9,5	—	9,0	8,8	9,0	11,0	—	9,7
7. M 2 L	10,0	10,1	11,1	10,0	—	—	10,0	10,1	10,1	10,8	10,0	10,8
8. M 2 B	8,0	6,9	8,0	7,2	—	—	7,1	7,0	7,2	8,0	7,0	7,9
Kieferlänge												
9. C h ... P 4 h	41,8	52,8	—	—	49,9	—	—	—	—	51,4	—	—
10. P 1 v ... P 4 h	40,8	48,0	—	—	45,5	—	—	—	—	48,4	—	—
11. P 2 v ... P 4 h	36,7	42,8	—	—	40,4	—	—	—	—	42,0	—	—
12. C h ... P 1 v	1,3	4,1	—	—	4,5	—	—	—	—	4,2	—	—
Kieferhöhe												
13. hinter P 2	—	—	20,4	20,9	—	18,0	—	—	—	23,2	—	—
14. hinter P 3	16,5	21,2	21,8	21,1	21,4	20,0	19,3	—	—	24,2	—	—
15. hinter P 4	≈18,8	21,4	24,7	24,1	—	24,2	22,0	—	—	29,2	—	—
16. unter M 1	21,1	25,4	25,5	26,3	—	25,8	23,4	23,5	22,0	30,4	—	22,8
Kieferdicke												
17. hinter P 2	—	—	10,6	10,6	—	9,6	—	—	—	12,3	—	—
18. hinter P 3	—	—	10,0	10,1	—	9,0	8,9	—	—	11,3	—	—
19. hinter P 4	—	—	11,8	11,0	—	10,4	10,0	—	—	12,0	—	—
20. unter M 1	—	—	—	—	—	—	—	11,1	10,2	—	—	11,6

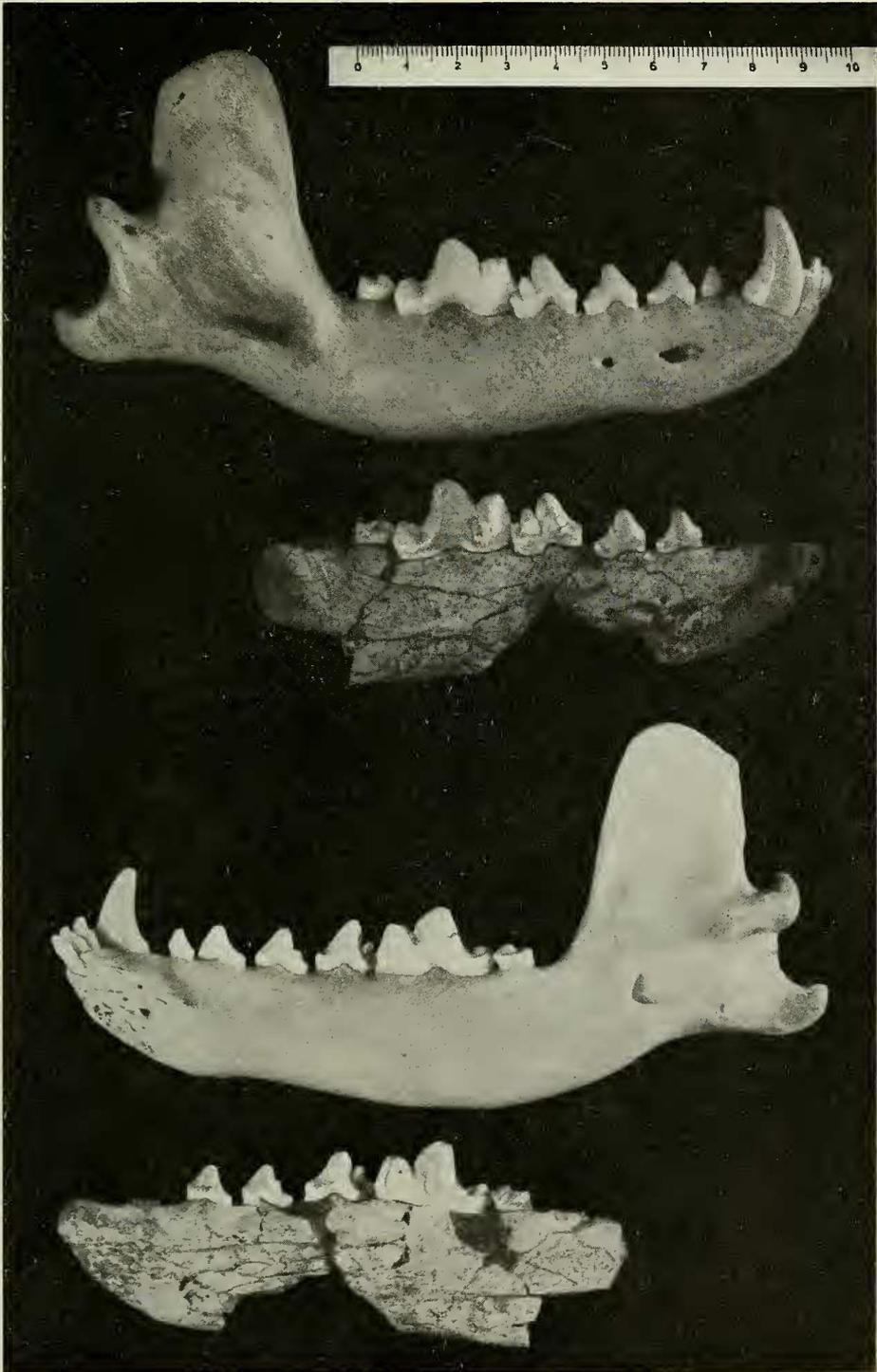
Tafel I

- Fig. 1, 3. *Cuon alpinus alpinus* / Ostsibirien
Linker Unterkiefer von außen und innen / ²/₃
Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart / 3039
- Fig. 2, 4. *Cuon alpinus fossilis* / Heppenloch
Linker Unterkiefer von außen und innen / ²/₃
(Kieferkörper teilweise ergänzt)
Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart / 7681
Beleg 2 (Fragment mit M 1 . . . M 2 mand. sin.)
Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart / 7681 a
Beleg 3 (Fragment mit C mand. sin.)



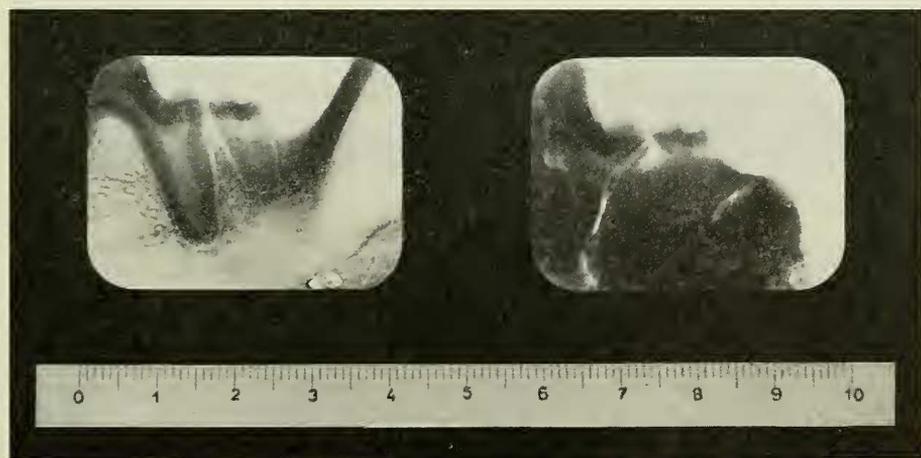
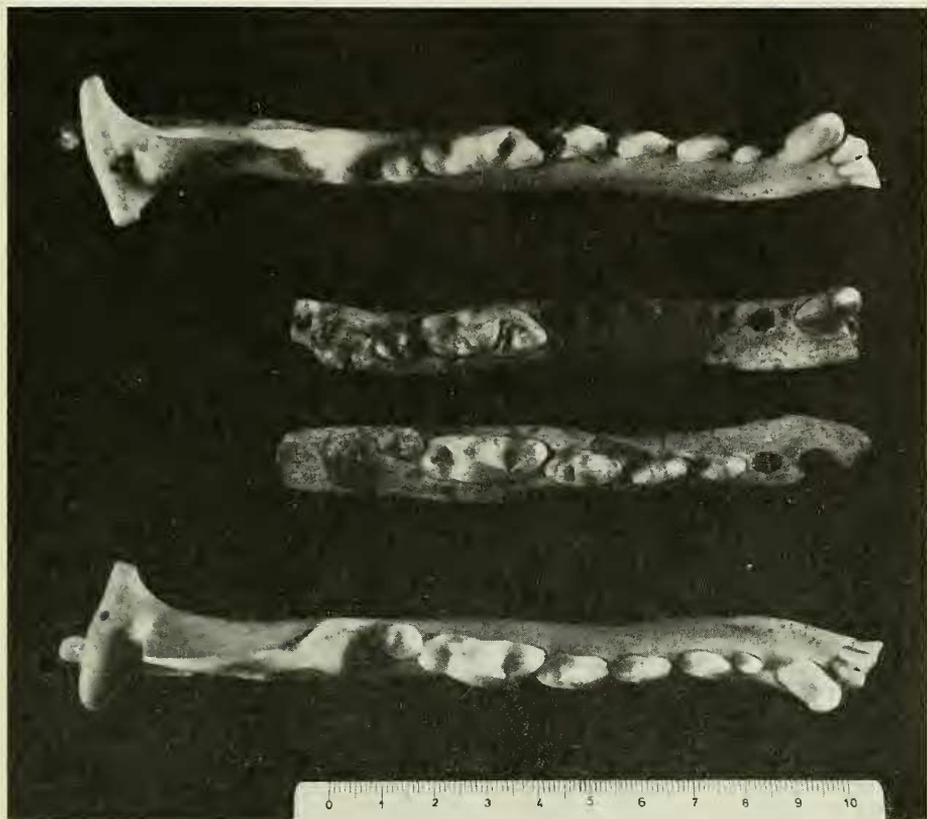
Tafel 2

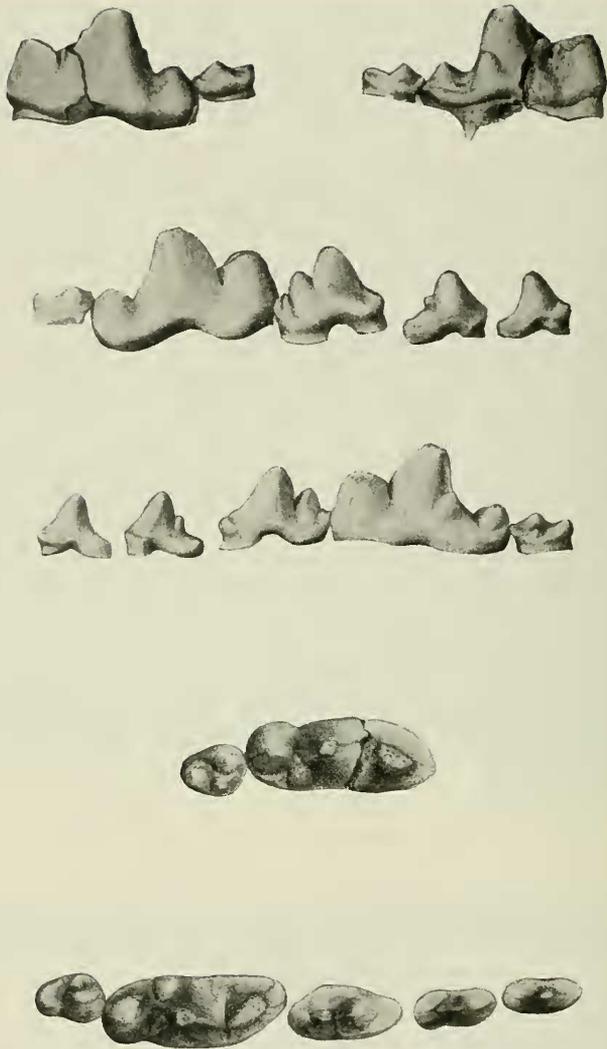
- Fig. 1, 3. *Cuon alpinus alpinus* / Ostsibirien
Rechter Unterkiefer von außen und innen / $\frac{2}{3}$
Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart / 3039
- Fig. 2, 4. *Cuon alpinus fossilis* / Heppenloch
Rechter Unterkiefer von außen und innen / $\frac{2}{3}$
(Zahnkronen teilweise ergänzt)
Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart / 7681 b
Beleg 4 (Fragment mit M 2 mand. dex.)
Sammlung von Forstmeister H. GUSMANN in Lorch / o. Nr.
Beleg 5 (Fragment mit P 2 . . . M 1 mand. dex.)



Tafel 3

- Fig. 1. *Cuon alpinus alpinus* / Ostsibirien
 Linker Unterkiefer von oben / $\frac{2}{3}$
 Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart / 3039
- Fig. 2. *Cuon alpinus fossilis* / Heppenloch
 Linker Unterkiefer von oben / $\frac{2}{3}$
 (Kieferkörper teilweise ergänzt)
 Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart / 7681
 Beleg 2 (Fragment mit M 1 . . . M 2 mand. sin.)
 Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart / 7681 a
 Beleg 3 (Fragment mit C mand. sin.)
- Fig. 3. *Cuon alpinus fossilis* / Heppenloch
 Rechter Unterkiefer von oben / $\frac{2}{3}$
 (Zahnkronen teilweise ergänzt)
 Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart / 7681 b
 Beleg 4 (Fragment mit M 2 mand. dex.)
 Sammlung von Forstmeister H. GUSSMANN in Lorch / o. Nr.
 Beleg 5 (Fragment mit P 2 . . . M 1 mand. dex.)
- Fig. 4. *Cuon alpinus alpinus* / Ostsibirien
 Rechter Unterkiefer von oben / $\frac{2}{3}$
 Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart / 3039
- Fig. 5. *Cuon alpinus alpinus* / Ostsibirien
 Vgl. Taf. 1 Fig. 1 / $\frac{1}{1}$
 (Röntgenbild des M 2 mand. sin.)
- Fig. 6. *Cuon alpinus fossilis* / Heppenloch
 Vgl. Taf. 1 Fig. 2 / $\frac{1}{1}$
 (Röntgenbild des M 2 mand. sin.)





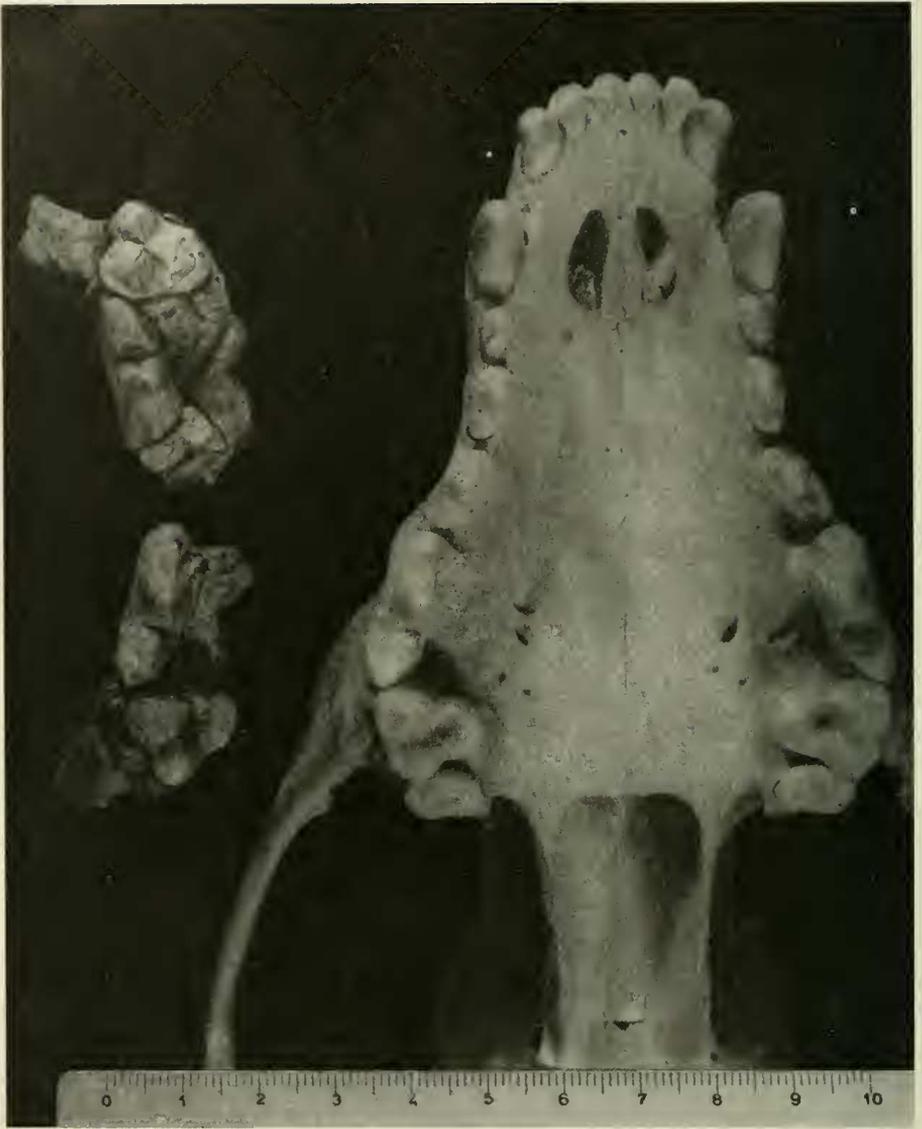
Tafel 4

- Fig. 1, 2. *Cuon alpinus fossilis* / Heppenloch
Vgl. Taf. 1 Fig. 2, 4 / $\frac{1}{1}$
- Fig. 3, 4. *Cuon alpinus fossilis* / Heppenloch
Vgl. Taf. 2 Fig. 2, 4 / $\frac{1}{1}$
- Fig. 5. *Cuon alpinus fossilis* / Heppenloch
Vgl. Taf. 3 Fig. 2 / $\frac{1}{1}$
- Fig. 6. *Cuon alpinus fossilis* / Heppenloch
Vgl. Taf. 3 Fig. 3 / $\frac{1}{1}$



Tafel 5

- Fig. 1. *Cuon alpinus alpinus* / Ostsibirien
Rechter Oberkiefer von außen / $\frac{1}{1}$
Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart / 3039
- Fig. 2. *Cuon alpinus fossilis* / Heppenloch
Rechter Oberkiefer von außen / $\frac{1}{1}$
Sammlung von Forstmeister H. GUSSMANN in Lorch / o. Nr.
Beleg 6 (Fragment mit P 4 . . . M 1 max. dex.)
- Fig. 3. *Cuon alpinus fossilis* / Heppenloch
Linker Oberkiefer von außen / $\frac{1}{1}$
Sammlung von Forstmeister H. GUSSMANN in Lorch / o. Nr.
Beleg 7 (Fragment mit P 4 . . . M 1 max. sin.)



Tafel 6

- Fig. 1. *Cuon alpinus alpinus* / Ostsibirien
Rechter und linker Oberkiefer von unten / $\frac{1}{1}$
Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart / 3039
- Fig. 2. *Cuon alpinus fossilis* / Heppenloch
Rechter Oberkiefer von unten / $\frac{1}{1}$
Sammlung von Forstmeister H. GUSSMANN in Lorch / o. Nr.
Beleg 6 (Fragment mit P 4 . . . M 1 max. dex.)
- Fig. 3. *Cuon alpinus fossilis* / Heppenloch
Linker Oberkiefer von unten / $\frac{1}{1}$
Sammlung von Forstmeister H. GUSSMANN in Lorch / o. Nr.
Beleg 7 (Fragment mit P 4 . . . M 1 max. sin.)